

SÉRIE A, N° 4284
N° D'ORDRE : 5135

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Anne-Marie CATESSON

Première thèse. — ORIGINE, FONCTIONNEMENT ET VARIATIONS CYTOLOGIQUES SAISONNIÈRES DU CAMBIUM DE L' « ACER PSEUDOPLATANUS » L. (ACÉRACÉES).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12 juin 1964 devant la Commission d'examen.

MM. PLANTEFOL	<i>Président.</i>
CAMEFORT	} <i>Examineurs.</i>
BUVAT	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1964

SÉRIE A, N° 4284

N° D'ORDRE : 5135

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Anne-Marie CATESSON

Première thèse. — ORIGINE, FONCTIONNEMENT ET VARIATIONS CYTOLOGIQUES SAISONNIÈRES DU CAMBIUM DE L' « ACER PSEUDOPLATANUS » L. (ACÉRACÉES).

Deuxième thèse. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 12 juin 1964 devant la Commission d'examen.

MM. PLANTEFOL *Président.*

CAMEFORT	} <i>Examineurs.</i>
BUVAT	

PARIS

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS

LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE

120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, 120

1964

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. ZAMANSKY.

PROFESSEURS

G. JULIA	T Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	CHOUARD	T Physiologie végétale.
PRENANT	T Anat. et Histol. comp.	MALAVARD	T Aviation (Tech. aéron.).
GRASSÉ	T Evol. des êtres organisés.	BRELOT	T Calcul diff. et intégral.
PRÉVOST	T Chimie organique.	NORMANT	T Synthèse organ. générale.
WYART	T Minéralogie et cristallogr.	BÉNARD	T Chimie minérale.
TEISSIER	T Zoologie.	BUVAT	T Botanique (E. N. S.).
MANGENOT	T Biologie végétale (Orsay).	DUGUÉ	T Statistiques mathémat.
P. AUGER	T Physique quant. et relat.	SOULAIRAC	T Psychophysiologie.
MONNIER	T Physiologie générale.	ULRICH	T Physiol. végétale appliq.
PIVETEAU	T Paléontologie.	MARÉCHAL	T Optique théor. et appl.
ROCARD	T Physique (E. N. S.).	KIRRMANN	T Théories chimiques.
H. CARTAN	T Mathématiques (E. N. S.).	CHADEFAUD	T Botanique.
LAFFITTE	T Chimie générale.	M ^{lle} LE BRETON	T Physiol. de la nutrition.
FAVARD	T Géométrie supérieure.	LELONG	T Application de l'analyse à la géométrie.
COULOMB	T Physique du Globe.	DEVILLERS	T Anat. et histol. comp.
M ^{lle} COUSIN	T Biol. animale (S.P.C.N.).	EHRESMANN	T Topologie algébrique.
CHRÉTIEN	T Chimie minérale.	FRANÇON	T Physique (S. P. C. N.).
P. DRACH	T Zoologie.	GLANGEAUD	T Géogr. phys. et géol. dyn.
KASTLER	T Physique (E. N. S.).	GODEMENT	T Mathématiques (M. G. P.).
EPHRUSSI	T Génétique.	PISOT	T Technique mathématique de la physique.
RIVIÈRE	T Géologie (S. P. C. N.) et sédimentation (Orsay).	E. ROCH	T Géologie.
GAUTHERET	T Biol. végét. (P. C. B.).	SCHATZMANN	T Astrophysique.
R. LUCAS	T Recherches physiques.	TERMIER	T Géologie générale.
A. THOMAS	T Biologie cellulaire.	ZAMANSKY	T Mathémat. générales.
ARNULF	T Optique appliquée.	LENNUIER	T Physique (M. G. P.).
M. MORAND	T Enseign. de physique.	RIZET	T Génétique (Orsay).
SOLEILLET	T Physique (P. C. B.).	ROUTHIER	T Géologie appliquée.
FORTIER	T Mécan. expér. des fluides.	M ^{me} TONNELAT	T Physique théorique.
PETIT	T Biologie maritime.	DIXMIER	T Mathématiques (M. P. C.).
QUENEY	T Météorologie et dynamique atmosphérique.	SOUCHAY	T Chimie générale.
GALLIEN	T Embryologie.	AIGRAIN	T Electrotech. génér.
EICHORN	T Botanique.	BRUSSET	T Chimie systématique.
DE CUGNAC	T Biol. végét. (S. P. C. N.).	M. LÉVY	T Physique théorique des hautes énergies (Orsay).
M ^{lle} CAUCHOIS	T Chimie physique.	M ^{me} CHAIX	T Chimie biologique.
THELLIER	T Physique du Globe.	M ^{me} HUREL-PY	T Biol. végétale (P. C. B.).
L'HÉRITIER	T Biologie générale (Orsay).	PIAUX	T Chimie (M. P. C.).
GRIVET	T Radio-Electricité (Orsay).	BRUN	T Mécan. théor. des fluides.
PONCIN	T Mécanique générale.	LEDERER	T Chimie biolog. (Orsay).
DUBREIL	T Arithmétique et théorie des nombres.	M ^{me} DUBREIL	T Mathématiques (Agrég.).
QUELET	T Chimie organique.	M ^{me} LELONG	T Mathémat. II (E. N. S.).
CAGNIARD	T Géophysique appliquée.	BELLAIR	T Géologie (S. P. C. N.).
CHAMPETIER	T Chimie macromolécül.	COTTE	T Physique électricité.
CUVILLIER	T Micropaléontologie.	J.-E. DUBOIS	T Chimie organique.
JUNG	T Géologie.	LAMOTTE	T Zoologie (E. N. S.).
TRILLAT	T Microscopie et diffraction électronique.	A. MICHEL	T Chimie minér. (Orsay).
WIEMANN	T Chimie org. et structur.	OLMER	T Energétique générale.
JACQUINOT	T Spectroscopie et phys. céleste (Orsay).	ROUAULT	T Electricité (Orsay).
VASSY	T Physique de l'atmosph.	GAUTHIER	T Mécanique appliquée.
DESTOUCHES	T Théories physiques.	BARCHIEWITZ	T Chimie physique.
AMIEL	T Chimie générale.	BROSSEL	T Physique atomique.
HOGART	T Minéralogie et cristallogr.	BUSER	T Physiologie comparée.
J.-P. MATHIEU	T Physique (Optique).	CAMUS	T Physiol. végétale (Orsay).
COUTEAUX	T Cytologie.	CASTAING	T Phys. II Thermo (Orsay).
MAY	T Zoologie (Orsay).	CURIEN	T Minéral. et cristallogr.
CHOQUET	T Théor. des fonctions et topologie.	MOYSE	T Physiol. végét. (Orsay).
FELDMANN	T Biologie végétale marine	NOIROI	T Evolut. des Etres organ.
GUINIER	T Physique des solides (Orsay).	PANNETIER	T Chimie générale.
JOST	T Physiologie comparée.	POSSOMPÈS	T Zoologie.
FORTET	T Calcul des probabilités et physique mathémat.	PULLMANN	T Chimie quantique.
SCHWARTZ	T Calc. diff. et intégr.	TEILLAC	T Physique nucl. et radio-activité (Orsay).
		TONNELAT	T Biol. phys.-chim. (Orsay).
		VILLE	T Econométrie.
		WILEMART	T Chimie (P. C. B.).
		DODÉ	T Chimie (Orsay).
		FREYMAN	T Recherches physiques.



Professeurs (suite).

GUINOCHET T Biol. vég. (S. P. C. N.)
(Orsay).
ROLLET T Chimie minérale.
M^{lle} JOSIEN T Chimie (S. P. C. N.).
CHEVALLEY T Géomér. algèbr. et théor.
des groupes.
ARNOULT T Electronique (Orsay).
CHAPELLE T Physique (Orsay).
DELANGE T Mathématiques (Orsay).
DENEY T Mathémat. gén. (Orsay).
GERMAIN T Mécan. théor. des fluides.
G. LUCAS T Géologie.
ALLARD T Chimie physique.
BERTHELOT T Phys. des particules fond.
(Orsay).
BRICART T Météorologie et phys. de
l'atmosphère.
M^{me} ALBE-FESSARD T Psychophysiologie.
FRIEDEL T Phys. des solides (Orsay).
M. JULIA T Etudes des molécules
naturelles complexes.
LENDER T Biol. animale (S. P. C. N.)
(Orsay).
MAGAT T Physico-chimie des radio-
éléments.
M^{lle} QUINTIN T Electrochimie.
MONOD T Chimie du métabolisme.
BENOIT T Physiol. animale (Orsay).
DE POSSEL T Analyse numérique.
CHARLOT T Chimie analytique.
LÉMÉE T Physiol. végétale (Orsay).
GUÉRIIN T Chimie (M. P. C.) (Orsay).
M. CHATELET T Chimie (P. C. B.).
JEAN T Physique nucléaire
(Orsay).
MATTIER T Physique (S. P. C. N.).
BERGERARD T Zoologie (Orsay).
BERTIN T Electronique (Orsay).
BOUSSIÈRES T Radiochimie.
M^{me} COUTURE T Thermodynam. et mécan.
physique.
ELLENBERGER T Géol. des grandes régions
du globe.
FRANC T Biol. animale (P. C. B.).
SCENELL T Botanique tropic. (Orsay).
STOLKOWSKI T Physiologie végétale.
ACHER T Chimie biologique.
BAUDOUIN T Biol. animale (P. C. B.).
BEAUMONT T Biol. animale (S.P.C.N.).
BLAMONT T Géophys. Ionosphère.
BOURREAU T Botanique.
D. CURIE T Physique (M. G. P.).
DURAND-DELGA T Géologie.
FRÉON T Chimie organ. (Orsay).
HELLER T Physiologie végétale.
TORTAT T Calcul des probabilités.
CAILLEUX T Géologie (S. P. C. N.).
MAGNAN T Physique (S. P. C. N.).
DAUDEL T Mécan. ondul. appl. à la
chimie théor. et à la
phys. nucl.
M^{lle} FOURCROY... Biol. végét. (S. P. C. N.).
M^{me} CHOQUET-
BRUHAT T Méc. Analytique et Méc.
céleste.
M^{lle} VEIL T Physiologie générale.
LWOFF T Microbiologie.
SIESTRUNCK T Mécan. Phys. et Expérim.
LACOMBE T Métallurgie des métaux
Nucléaires (Orsay).
BROCHART T Physique (P. C. B.)
(Orsay).
CABANNES T Mécanique générale.
LESIEUR T Mathématiques I (Orsay).
MAZET T Mécanique gén. (Orsay).

CAIRE Géographie phys. et Géol.
Dynamique.
COMOLET T Mécanique des Fluides.
CORABOEUF T Physiol. Animale (Orsay).
DELLOUE T Physique de l'exosphère.
GORENFLOT T Botanique II (Orsay).
HOULLON T Biol. animale (P. C. B.).
J. JULIEN T Chimie (P. C. B.) (Orsay).
MALGRANGE T Tech. Math. de la phys.
(Orsay).
OLIVIER T Anthropologie.
NOZÉAN T Botanique II (Orsay).
BLANC-LAPIERRE T Phys. (E. N. S.) (Orsay).
CHEVAUGEON T Botanique (Orsay).
KAHANE T Mathématiques (Orsay).
SAMUEL T Mathémat. (E. N. S.) fém.
KOURGANOFF T Astronomie (Orsay).
THIRY T Mécanique céleste.
ABELES T Physique (S. P. C. N.).
AMAT T Physique (P. C. B.).
AUBOIN T Géologie.
M^{me} BENOIT-
GUEUTAL T Phys. nucl. et radio-act.
(Orsay).
BOUGIS T Biologie marine (Ville-
franche-sur-Mer).
BRUHAT T Mathématiques (M. P. C.).
BRUNN T Géol. histor. (Orsay).
CHABBAL T Phys. (M. G. P.) (Orsay).
DEHEUVELS T Mathématiques propé.
D'ESPAGNAT T Physique théor. (Orsay).
FURON T Géologie (S. P. C. N.).
M^{me} GANS T Génétique.
GENEVES T Biologie végét. (P. C. B.).
GUILBERT T Phys. (C. U. S. Orléans).
HUPE T Pétrographie.
HOLLANDE T Biologie générale.
LIONS T Analyse numérique.
MAITTE T Chimie (P. C. B.).
MEYER T Physique propédeutique.
NICOLAS T Géologie appliquée.
PANIGEL T Biologie générale.
RAVIER T Pétrographie.
ROSEAU T Méc. théor. des fluides.
ROUBINE T Electronique.
SILBER T Chimie (P. C. B.).
UEBERSFELD T Electronique.
YVON T Théories physiques.
HERVÉ T Mathématiques.
NÉRON T Math. (M. P. C.) (Orsay).
M^{me} PECKER-
WIMEL T Astrophysique.
BALBRANSKY T Physique (M. P. C.).
LE CORRE T Electricité.
DELCROIX T Physique théor. (Orsay).
GOURDIN T Phys. théor. des hautes
énergies (Orsay).
LEHMANN T Phys. exp. des hautes
énergies (Orsay).
NATAF T Physique nucl. et radio-
activité (Orsay).
ECHALIER T Biologie anim. (P. C. B.).
BARRAUD T Physiologie cellulaire.
LIJORET T Physiol. végét. (Orsay).
DARS T Géologie struct. et géol.
appliquée.
CAMEFORT T Botanique (aggrégation).
VICHNIEWSKY T Mécanique industrielle.
BLAQUIÈRE T Electronique (Orsay).
ARNOU T Physique théorique.
TATIBOUET T Chimie (C. S. U. Orléans).
MALLIARIN T Mathémat. propé. (Orsay).
GAUDEMAR T Chimie propédeutique.
PEREZ Y JORBA... T Phys. exp. des hautes
énergies (Orsay).
DAVID T Chimie (Agrég. Orsay).
BROSSE T Mécanique théorique.
ROSCH T Astronomie.

Secrétaire général R. POULLAIN.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

ORIGINE, FONCTIONNEMENT ET VARIATIONS CYTOLOGIQUES SAISONNIÈRES DU CAMBIUM DE L'ACER PSEUDOPLATANUS L. (ACÉRACÉES)

Par Anne-Marie CATESSON

SOMMAIRE

<i>Introduction</i>	234
<i>Historique</i>	237
I. — LES RECHERCHES SUR L'ORIGINE DU CAMBIUM ET DES TISSUS CONDUCTEURS.	237
A. — La structure et le fonctionnement des points végétatifs.....	237
B. — La formation du procambium et des premiers éléments conducteurs	239
1 ^o Le problème du prodesmogène (p. 239); 2 ^o Le moment de la différenciation du procambium (p. 239); 3 ^o Sens de la différenciation du procambium (p. 239); 4 ^o Sens de la différenciation des premiers éléments conducteurs (p. 239).	
C. — Origine du cambium.....	240
II. — TRAVAUX CONCERNANT LE CAMBIUM LIBÉRO-LIGNEUX.....	240
A. — Les travaux anciens.....	241
B. — Le fonctionnement péricline du cambium.....	241
C. — La croissance diamétrale du cambium.....	242
D. — Périodicité de l'activité cambiale.....	243
1 ^o Recherches essentiellement histologiques (p. 244); 2 ^o Etudes physiologiques de l'activité cambiale (p. 244).	
E. — Etude cytologique du cambium.....	245
F. — Les caractères chimiques du cambium	246
ANN. SCI. NATURELLES, BOT., 12 ^e S., T. V, 1964.	17

Matériel et méthodes	248
I. — CHOIX DU MATÉRIEL.....	248
II. — CONDITIONS DE PRÉLÈVEMENT DES ÉCHANTILLONS.....	248
A. — Prélèvement des points végétatifs.....	249
B. — Prélèvement du cambium	250
III. — LES MÉTHODES D'ÉTUDE.....	251
A. — Observations vitales.....	251
B. — Travaux sur du matériel fixé.....	251
a) Fixation (p. 251); b) Obtention des coupes (p. 252); c) Colo-	
rations (p. 253).	

PREMIÈRE PARTIE

LE CAMBIUM ET SES DÉRIVÉS

CHAPITRE PREMIER. — <i>Le noyau et l'activité génératrice du cambium</i>	256
I. — LE NOYAU DES CELLULES CAMBIALES.....	256
1° <i>Structure des noyaux quiescents</i>	256
2° <i>Variations saisonnières de la taille des nucléoles</i>	257
II. — VARIATIONS ANNUELLES DE LA TENEUR EN ARN CYTOPLASMIQUES.....	258
III. — L'ACTIVITÉ CAMBIALE ET SES VARIATIONS SAISONNIÈRES.....	260
1° <i>Méthodes d'étude</i>	260
2° <i>Variations saisonnières de l'activité cambiale</i>	262
3° <i>Les différents types de divisions cambiales</i>	273
A. — Les cloisonnements périclinales	274
B. — Les cloisonnements anticlines et l'accroissement en dia-	
mètre du cambium.....	279
C. — Les cloisonnements transversaux : production de nouveaux	
rayons	283
4° <i>Fonctionnement de la zone cambiale</i>	287
CHAPITRE II. — <i>Variations annuelles de la pression osmotique et de la</i>	
<i>teneur en eau</i>	290
I. — TECHNIQUES DE MESURE DE LA PRESSION OSMOTIQUE.....	290
II. — RÉSULTATS.....	292
1° <i>Caractères morphologiques de la plasmolyse</i>	292
2° <i>Conditions dans lesquelles se manifeste la plasmolyse</i>	293
3° <i>Les variations saisonnières de la pression osmotique du cambium</i>	297
4° <i>La pression osmotique des autres tissus de la tige</i>	299
III. — ORIGINE DES VARIATIONS DE PRESSION OSMOTIQUE.....	301
1° <i>Les variations annuelles de teneur en eau</i>	301
2° <i>Rapports entre la pression osmotique et la teneur en eau</i>	303

CHAPITRE III. — <i>Les transformations saisonnières des vacuoles</i>	305
I. — LE CYCLE NATUREL DES TRANSFORMATIONS VACUOLAIRES.....	306
II. — EXPÉRIENCES CONCERNANT LES CHANGEMENTS DE FORME DES VACUOLES..	309
1° <i>Passage des vacuoles globuleuses aux vacuoles en réseau</i>	309
A. — Influence de la température	309
B. — Influence de la pression osmotique	311
2° <i>Fragmentation de la vacuole unique et retour à la forme globuleuse des vacuoles</i>	318
A. — Action de la pression osmotique	318
B. — Action de la température	320
C. — Action du rouge neutre	320
III. — CONCLUSIONS	322
CHAPITRE IV. — <i>Evolution histochimique et cytologique des cellules cambiales et de leurs dérivées</i>	324
I. — LES LIPIDES CAMBIAUX.....	324
1° <i>Variations saisonnières de la teneur en lipides</i>	324
2° <i>Identification histochimique des lipides</i>	325
A. — Caractères optiques	325
B. — Réactions colorées	325
C. — Conclusions	326
II. — LE CHONDRIOME ET LES PLASTES DANS LES CELLULES CAMBIALES ET LEURS DÉRIVÉES	327
1° <i>Les variations saisonnières du chondriome et des plastes</i>	327
A. — Chondriome et plastes en hiver.....	327
B. — Le chondriome au moment de la reprise d'activité.....	331
C. — Le chondriome pendant la période d'intense activité prolifératrice	335
D. — Le chondriome en été	340
E. — Le chondriome et les plastes en automne.....	342
2° <i>Origine des variations cytologiques saisonnières du cambium</i>	347
A. — Relations entre la forme du chondriome, la teneur en eau et la pression osmotique.....	347
B. — Rapports entre la forme du chondriome et la prolifération cambiale	349

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE ONTOGÉNIQUE DU CAMBIUM :
LA FORMATION DES CORDONS PROCAMBIAUX
DANS L'APEX ET LEUR ÉVOLUTION

CHAPITRE PREMIER. — <i>Trajet et raccordement des traces foliaires</i>	353
CHAPITRE II. — <i>Les bourgeons et leurs cordons procambiaux au cours des saisons</i>	356
I. — LE FONCTIONNEMENT DE L'APEX ET L'INITIATION DU PROCAMBIUM.....	356
1° <i>La reprise d'activité et la formation des feuilles au printemps</i>	357
A. — La reprise d'activité	357
B. — La formation de nouvelles ébauches foliaires.....	358
C. — Initiation et évolution du procambium.....	360

2° La formation des écailles.....	363
3° La production estivale d'ébauches foliaires et la constitution du bourgeon d'hiver	364
4° L'arrêt de l'activité des points végétatifs.....	365
5° Remarques sur les bourgeons axillaires.....	366
II. — RAPPORTS ENTRE L'ACTIVITÉ SAISONNIÈRE ET LA TENEUR DES POINTS VÉGÉTATIFS EN ARN.....	366
III. — LA RÉPARTITION DE L'AMIDON ET DES LIPIDES DANS LES BOURGEONS ET SES VARIATIONS SAISONNIÈRES.....	368
1° Variations de la teneur des apex en lipides.....	368
2° Formation et utilisation de l'amidon dans les bourgeons.....	369
IV. — CHONDRIOME, PLASTES ET VACUOLES.....	375
1° Etude cytologique du point végétatif au cours de la formation de la sixième paire de feuilles.....	375
2° Modifications saisonnières dans les bourgeons.....	382
A. — Le sommet apical	382
B. — La moelle des bourgeons	382
C. — Le procambium	386
V. — CONCLUSIONS : LA DIFFÉRENCIATION DU PROCAMBIUM DANS L'APEX.....	388
CHAPITRE III. — <i>Evolution des faisceaux et formation du cambium dans la tige jeune</i>	389
I. — FORMATION DES FAISCEAUX.....	389
II. — CROISSANCE DES FAISCEAUX.....	395
1° Le quatrième entrenœud.....	395
A. — Structure d'un faisceau.....	396
B. — La prolifération cellulaire dans les faisceaux.....	398
C. — La zone interfasciculaire.....	400
2° Le troisième entrenœud.....	402
3° Le deuxième entrenœud.....	405
4° Le premier entrenœud.....	408
III. — MATURATION DU CAMBIUM.....	410
1° Les entrenœuds foliaires.....	410
A. — Croissance des initiales fusiformes.....	410
B. — Effacement des zones interfasciculaires; formation des initiales radiales	410
C. — Le fonctionnement péricline du jeune cambium.....	412
D. — Accumulation de lipides dans le cambium.....	413
E. — Les transformations cytologiques accompagnant le ralentissement de l'activité prolifératrice.....	414
2° Le cambium au niveau des écailles.....	415
IV. — CONCLUSIONS	415
1° Les fibres péricycliques.....	415
2° Le phloème	416
3° La zone cambiale.....	416
A. — Les initiales fusiformes	416
B. — Les initiales radiales	417
4° Le xylème	417

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

I. — L'ORIGINE DU CAMBIUM : PROBLÈME DES STRUCTURES PRIMAIRES ET SECONDAIRES	419
1° Relations entre le procambium et le méristème apical : la question du prodesinogène	419
2° Rapports entre l'initiation de la feuille et celle du procambium.....	420
3° Evolution des cordons procambiaux : le cambium intrafasciculaire..	421
A. — Moment et sens de la différenciation des premiers éléments conducteurs	421
B. — Evolution des faisceaux.....	421
4° Le cambium interfasciculaire.....	424
5° Le problème de la délimitation des tissus primaires et secondaires..	425
II. — L'ACTIVITÉ PROLIFÉRATRICE DU CAMBIUM. RAPPORTS ENTRE SON CYCLE SAISONNIER ET CELUI DES BOURGEONS.....	427
1° Fonctionnement de la zone cambiale.....	427
2° Périodicité de l'activité prolifératrice dans les méristèmes primaires et secondaires. Influence des auxines.....	431
III. — LES VARIATIONS SAISONNIÈRES CYTOLOGIQUES ET CYTOCHIMIQUES DES BOURGEONS	433
IV. — MODIFICATIONS CYTOLOGIQUES ANNUELLES ET VARIATIONS DES CARACTÈRES PHYSICO-CHIMIQUES DES CELLULES CAMBIALES.....	436
1° Variations de la pression osmotique.....	436
2° Modifications saisonnières des constituants chimiques du cambium....	437
3° Le chondriome, les vacuoles et les changements physico-chimiques du cytoplasme	438
V. — CONCLUSIONS	441
1° La résistance au froid.....	441
2° Dormance et photopériodisme.....	442
3° Dormance et différenciation.....	443
Bibliographie	445
Planches I à XX	457

INTRODUCTION

La croissance en longueur des végétaux vasculaires est assurée par le fonctionnement des méristèmes primaires, caulinaires et racinaires. L'accroissement en diamètre des tiges et des racines est dû, chez les Gymnospermes et les Dicotylédones, à l'activité de méristèmes latéraux. Ceux-ci, appelés méristèmes secondaires, zones génératrices ou cambiums, sont de deux types. Certains ne donnent guère naissance qu'au liège; ce sont les zones génératrices subérophellodermiques. Leur existence est souvent transitoire et les tissus qui en dérivent sont peu abondants. Au contraire, la zone génératrice cribro-vasculaire ou cambium *sensu stricto* produit, chez les Gymnospermes et les Dicotylédones ligneuses, l'essentiel des tissus conducteurs. Son fonctionnement se poursuit pendant toute la vie des plantes, parfois pendant plusieurs centaines d'années, comme en témoigne le grand âge atteint par certains arbres. Ce fonctionnement assure une croissance « indéfinie » véritable. On dit souvent que la croissance terminale des végétaux est indéfinie, mais au cours de la vie d'un arbre, même à ramification monopodiale, le point végétatif terminal peut se trouver relayé, de temps à autre, par un bourgeon latéral. Au contraire, le cambium demeure vivant jusqu'à la mort de la plante.

La vie prolongée du cambium libéro-ligneux, ainsi que le rythme saisonnier de son fonctionnement, posent des problèmes physiologiques fort importants. Ces problèmes se doublent d'un intérêt économique certain, en particulier en sylviculture, puisque le bois est formé par l'activité du cambium.

Depuis fort longtemps, Botanistes, Physiologistes et Forestiers ont observé les grandes lignes du fonctionnement cambial ainsi que celles du fonctionnement apical. Mais les détails de l'organisation cellulaire ainsi que l'interprétation exacte de la structure et de l'activité des méristèmes sont restés longtemps méconnus. Depuis une vingtaine d'années, un grand nombre de travaux ont été entrepris pour combler cette lacune dans le domaine des méristèmes apicaux. L'étude de la zone cambiale est au contraire demeurée limitée essentiellement à celle de la périodicité de l'activité génératrice et à l'influence des facteurs externes ou internes sur cette activité. L'interprétation des résultats obtenus par des techniques purement physiologiques est parfois rendue malaisée par l'absence de données cytologiques ou cytochimiques détaillées. Quelques tentatives ont cependant été faites pour préciser

nos connaissances dans ce domaine, en particulier par Bailey entre 1920 et 1930.

Après d'importantes recherches sur la cytologie et le fonctionnement des méristèmes primaires, M. le P^r BUVAT s'est tout naturellement intéressé aux problèmes posés par la zone cambiale. Il a senti la nécessité d'acquérir une connaissance détaillée de la structure cellulaire du cambium pour pouvoir interpréter les résultats obtenus par des techniques physiologiques ou approfondir l'histogénèse et le fonctionnement de l'appareil conducteur des plantes. C'est pourquoi M. le P^r BUVAT nous a suggéré d'étudier la cytologie et le fonctionnement des méristèmes secondaires, ainsi que d'observer leur ontogénèse à partir des méristèmes primaires. Nous avons donc essayé de répondre de notre mieux à son appel. Notre désir de faire autant que possible un travail précis et détaillé nous a conduit à nous limiter pratiquement à une seule espèce, l'Erable Sycomore ou *Acer pseudoplatanus*. Cependant, des comparaisons ont pu être établies avec les observations faites sur d'autres plantes soit par nous-même, soit par d'autres auteurs. Elles permettent de penser que les résultats que nous nous proposons d'exposer ont, dans leur ensemble, une valeur assez générale.

Avant de commencer cet exposé, nous tenons à exprimer notre très profonde reconnaissance à M. R. BUVAT, Professeur à la Sorbonne, Directeur du Laboratoire de Botanique de l'Ecole Normale Supérieure. C'est lui qui nous a initiée aux techniques cytologiques lors de la préparation de notre Diplôme d'Etudes Supérieures. Puis, il a bien voulu nous témoigner sa confiance en nous rappelant à l'Ecole Normale Supérieure comme Agrégée Préparatrice. C'est alors qu'il nous proposa ce sujet de thèse. Nous avons toujours trouvé auprès de M. le P^r BUVAT un accueil bienveillant, sympathique et très compréhensif. Son expérience et son autorité scientifiques, ses conseils et ses encouragements nous ont guidée sans cesse pendant tout notre travail et nous ont permis de surmonter les difficultés rencontrées sur notre route.

Notre gratitude s'adresse aussi particulièrement à M. le P^r L. PLANTEFOL, membre de l'Institut, qui nous a suivie avec beaucoup de bienveillance au cours de nos années d'études, comme lors de nos premiers pas dans la recherche scientifique. L'intérêt qu'il n'a cessé de porter à notre travail, ses conseils et ses critiques toujours pertinents ont été pour nous un précieux secours. Nous lui sommes très reconnaissante de s'être chargé de présenter nos communications à l'Académie des Sciences et d'avoir bien voulu nous faire l'honneur d'accepter la présidence du jury de notre thèse.

Nous sommes heureuse de remercier très vivement M. H. CAMEFORT, Professeur à la Sorbonne, qui a bien voulu faire partie de notre jury, accepter la tâche de rapporteur et témoigner ainsi de l'intérêt qu'il porte à nos recherches.

M. R. HELLER, Professeur à la Sorbonne, a accepté très aimablement d'éclairer pour nous quelques points délicats de physiologie que notre formation de cytologiste ne nous permettait pas de saisir aisément,

Ses conseils et ses suggestions nous ont été particulièrement utiles et nous voulons lui exprimer ici toute notre reconnaissance pour l'aide qu'il nous a apportée.

Nous tenons très vivement à remercier tous nos amis et collègues de l'Ecole Normale Supérieure et du Laboratoire de Botanique de la Sorbonne pour l'aide que nous ont donnée leurs conseils, leurs critiques ainsi que les fructueuses discussions que nous avons eues ensemble.

Que le personnel du Laboratoire de Botanique de l'Ecole Normale Supérieure trouve également ici nos remerciements très cordiaux pour son assistance toujours aimable et obligeante.

HISTORIQUE

La plupart des auteurs ont étudié de manière tout à fait indépendante l'origine des tissus conducteurs et du cambium au niveau des bourgeons d'une part, et les caractères et le fonctionnement de la zone cambiale d'autre part. Nous sommes donc obligée d'exposer successivement les travaux les plus marquants qui ont été faits dans l'un et l'autre domaine.

1. — LES RECHERCHES SUR L'ORIGINE DU CAMBIUM ET DES TISSUS CONDUCTEURS

Chez les plantes vasculaires, les tissus conducteurs prennent naissance à peu de distance du sommet végétatif. Aussi ne peut-on étudier leur origine, ainsi que celle du cambium libéro-ligneux, sans connaître la structure des points végétatifs. Nous exposerons donc brièvement pour commencer les interprétations actuelles du fonctionnement des méristèmes apicaux de la tige. Nous ferons ensuite le point de nos connaissances sur l'origine du méristème proconducteur, ou procambium, et sur son évolution.

Remarquons que de nombreux botanistes ont observé l'architecture de l'appareil conducteur primaire des jeunes pousses. Il ne s'agit là en général que d'études anatomiques et non point ontogéniques, sans rapport direct avec le problème qui nous intéresse, la naissance du cambium. Nous ne les inclurons donc pas dans le cadre de cet historique; nous pouvons signaler toutefois qu'une mise au point sur la question des traces foliaires chez les Dicotylédones vient d'être faite par PHILIPSON et BALFOUR (1963).

A. — LA STRUCTURE ET LE FONCTIONNEMENT DES POINTS VÉGÉTATIFS

Depuis les travaux de SCHMIDT (1924), il est devenu classique de décrire les apex caulinaires des Angiospermes comme formés par une masse centrale de cellules, le *corpus*, recouverte par une ou plusieurs assises régulières qui constituent la *tunica*. Celle-ci est mal définie chez les Gymnospermes. Sous le *corpus*, les cloisonnements transversaux prédominent : cette région est nommée *méristème médullaire* en français, « *rib meristem* » ou « *pith meristem* » en anglais.

Cependant, les botanistes modernes interprètent le fonctionnement du méristème apical de deux manières différentes. Les auteurs de langue anglaise réservent la primauté à la zone proprement apicale, comportant les cellules tunicales les plus proches de l'axe et le *corpus*. Le fonctionnement du point végétatif est expliqué ainsi par

ESAU (1960) : le corpus, ainsi que chaque assise tunicale, possède ses propres initiales; par divisions anticlines, ces cellules forment des dérivées qui, à leur tour, fournissent des cellules à la région périphérique de l'apex. Par divisions périclines, les initiales du corpus contribuent à l'accroissement de celui-ci. Des cloisonnements près de la périphérie du corpus ajoutent des cellules à la région centrale de l'axe, c'est-à-dire au méristème médullaire, et également à la région périphérique (fig. 1, A).

Les chercheurs français mettent au contraire l'accent sur l'activité prolifératrice intense de la zone périphérique de l'apex, là où se font les initiations foliaires. Cette région constitue un *anneau initial* qui contraste, dans la plupart des espèces, avec la zone apicale axiale où les divisions sont rares et les caractères méristématiques moins accentués (fig. 1, B). Les cellules apicales paraissent donc n'avoir aucun rôle essentiel dans le fonctionnement végétatif et ne pas se comporter comme des initiales, du moins chez la plupart des espèces. Ce n'est qu'au moment du passage à l'état reproducteur que la zone apicale entre en activité.

Ces deux conceptions, en s'opposant, ont eu l'heureux effet de susciter de très nombreuses recherches en ce domaine. Nous ne pouvons toutes les citer ici et nous

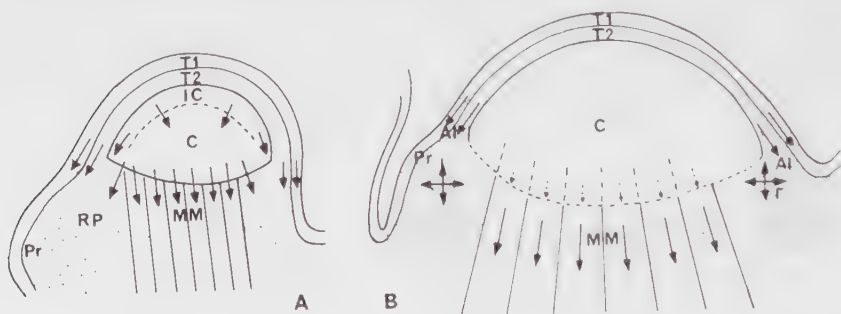


FIG. 1. — Interprétation du fonctionnement d'un point végétatif de *Pisum* (A) d'après ESAU (1960), et d'un point végétatif de *Lupinus* (B) d'après BUVAT (1952). T1, T2 : assises tunicales; C : corpus; I.C. : assise initiale du corpus; M.M. : méristème médullaire; R.P. : région périphérique; A.I. : anneau initial; Pr. : primordium foliaire. En grisé, la région périphérique où se forment les feuilles.

renvoyons le lecteur aux mises au point qui se sont succédé sur ce sujet à la suite des premiers travaux de PLANTEFOL (1946 et 1947) et de BUVAT (1950 à 1952) sur la phyllotaxie et la structure des apex. La revue faite par GIFFORD en 1954 a été suivie d'une mise au point par BUVAT (1955). L'historique de la question est ensuite repris par POPHAM (1958), CUTTER (1959); puis CLOWES (1960) et HAGEMAN (1960) publient à leur tour des études critiques sur le problème du fonctionnement apical. NEWMAN (1961) reprend cette discussion et PLANTEFOL (1962) répond peu après aux principales critiques des auteurs anglais et américains. Tout récemment, NOUGAREDE (1963), après de nombreux travaux personnels, vient de publier une longue étude historique et critique sur les méristèmes apicaux.

Parmi les travaux analytiques, nous ne citerons ici que les plus récentes recherches effectuées sur les Dicotylédones ligneuses, puisque nous-même avons travaillé sur un tel matériel. TOLBERT (1961) étudie les variations saisonnières du point végétatif d'un *Hibiscus*. CODACCIONI (1962) analyse la structure et le fonctionnement de l'apex de différentes Fagacées. KALBE (1962) observe les bourgeons de diverses espèces d'arbustes et d'arbres, tandis que TUCKER (1962 et 1963) et VERTREES (1962) consacrent chacun des travaux aux méristèmes végétatifs et floraux de Magnoliacées.

B. — LA FORMATION DU PROCAMBIUM ET DES PREMIERS ÉLÉMENTS CONDUCTEURS

Le problème de l'origine du procambium et des premiers éléments conducteurs a fait l'objet de très nombreuses études dont les résultats sont parfois assez contradictoires. ESAU s'est personnellement beaucoup intéressée à cette question et en a fait plusieurs fois le point (1943, 1953, 1954). Un exposé critique de nos connaissances dans ce domaine a été également publié par GUSTIN et DE SLOOVER (1955). Ces historiques étant très complets, nous nous bornerons ici à rappeler leurs principales conclusions, en y ajoutant, s'il est besoin, les résultats acquis depuis sur le sujet.

1° Le problème du prodesmogène. — Le procambium, reconnaissable à ses cellules allongées, peut prendre naissance directement sous l'apex, comme l'ont vu ESAU (1942) chez le Lin, MAC GAHAN (1955) sur le *Xanthium* et nous-même sur le Sycomore (1960 *a* et *b*). Dans d'autres cas, il existe entre le point végétatif et les cordons procambiaux un anneau ou un cylindre de cellules méristématiques, isodiamétriques. Ce tissu a été appelé « prodesmogène » par LOUIS (1935), « anneau méristématique » (« *Meristemring* ») par HELM (1931 et 1937), « méristème résiduel » (« *Restmeristem* »), par KAPLAN (1937). Ce prodesmogène a été retrouvé par STERLING (1949) chez *Dianthera americana* et par BERSILLON (1955) chez diverses Papavéracées.

DE SLOOVER (1958) pense que les cordons procambiaux séparés, discernés sous l'apex, sont cependant plus ou moins reliés entre eux par des arcs de prodesmogène. C'est une opinion à peu près semblable qu'exprime ESAU (1960) lorsqu'elle insiste sur l'hétérogénéité de l'anneau méristématique provasculaire.

2° Le moment de la différenciation du procambium. — Pour certains auteurs, la trace procambiale précède l'initiation foliaire. Ce fait a été décrit chez plusieurs Gymnospermes par CRAFTS (1943), puis par GUNCKEL et WETMORE (1946 *a* et *b*) et par STERLING (1947). Le même phénomène a été trouvé chez des Angiospermes par BOKE (1941) et par DE SLOOVER (1958).

Une initiation simultanée de la feuille et de son procambium est décrite par CROSS (1942) chez le *Cunninghamia lanceolata*, par REEVE (1942) chez le *Garrya elliptica* ainsi que par ESAU chez le Lin (1942). Nous l'avons également observée chez le Sycomore (1960 *a* et *b*).

Dans d'autres espèces, l'apparition du procambium suit de plus ou moins près l'initiation foliaire. C'est en particulier le cas du *Xanthium* étudié par MAC GAHAN (1955), de la *Drosera* observée par FAVARD (1955 et 1963).

Chez les Papavéracées, BERSILLON a rencontré les trois cas (1955).

3° Sens de la différenciation du procambium. — La plupart des auteurs sont d'accord sur le sens acropète de la différenciation procambiale. Ce point de vue s'est encore trouvé confirmé récemment par SACHER (1955), par CAROTHERS (1959) et par HÖSTER et ZIMMERMAN (1961). Cependant, BALL (1949) voit un cordon procambial suspendu, à différenciation basipète, chez le Lupin. BERSILLON (1955) observe des foyers de différenciation diffus chez diverses Papavéracées, et LANCE-NOUGARÈDE (1957) retrouve le même phénomène chez l'*Aster sinensis*.

4° Sens de la différenciation des premiers éléments conducteurs. — Tous les auteurs semblent actuellement d'accord pour affirmer que la différenciation des premiers tubes criblés est acropète, bien que leur maturation puisse être discontinue (ESAU, 1954 et 1960; DE SLOOVER, 1958). Le métaphloème, d'après DE SLOOVER (1958), présente une différenciation bidirectionnelle très nette. Il est généralement admis que le protoxylème se différencie dans le sens acropète dans l'ébauche

foliaire et dans le sens basipète dans la partie caulinaire du cordon procambial (ESAU, 1960). JACOBS et MORROW (1957) signalent un deuxième point d'initiation xylémienne dans la feuille. Seul, DE SLOOVER (1958) a observé le métaxylème au point de vue du sens de la différenciation : le métaxylème apparaît, chez les espèces qu'il étudie, exactement de la même manière que le protoxylème.

C. — ORIGINE DU CAMBIUM

L'opinion classique, reprise par ESAU (1953), suggère que le cambium est le résidu méristématique du procambium : c'est ce qui demeure lorsque la croissance primaire est achevée. Les caractères typiques du cambium apparaissent peu à peu, quelques-uns même avant la fin de la croissance primaire comme, par exemple, la forte proportion de cloisonnements périclines. Lorsque le cambium interfasciculaire s'est ainsi constitué, des bandes méristématiques peuvent apparaître entre les faisceaux et former le cambium interfasciculaire. La naissance de ce dernier, dans le parenchyme séparant les faisceaux, résulte d'une « reprise de l'activité méristématique par un tissu potentiellement méristématique » (ESAU, 1953).

En réalité, très peu d'auteurs, en dehors d'ESAU elle-même, se sont réellement posé le problème de l'origine du cambium. KOSTYTSCHÉW (1924) ainsi que CARSTENS (1931) ont cherché les relations entre le cambium interfasciculaire et les méristèmes primaires. SÁRKÁNY (1936) décrit une zone parenchymateuse interfasciculaire provenant de divisions périclines dans la tige de Ricin. Chez la Ronce, d'après ENGARD (1944), le cambium interfasciculaire est formé uniquement par des initiales de rayons. STERLING (1946) observe chez le Séquoia une ontogénie graduelle du cambium fasciculaire ; la zone interfasciculaire parenchymateuse se différencie ultérieurement en initiales courtes et en initiales fusiformes. Le même auteur décrit une évolution différente du cambium interfasciculaire chez le *Pseudotsuga* (1947). REESCH (1959) étudie très brièvement la transformation de l'anneau procambial chez *Vicia Faba*.

L'étude de la maturation du procambium a donc été très délaissée. A notre connaissance, aucun auteur n'a encore suivi l'évolution cytologique des cordons procambiaux depuis leur origine jusqu'à la naissance du cambium au sein des faisceaux et entre les faisceaux. C'est pourquoi il nous a semblé indispensable d'inclure dans notre travail l'étude de l'ontogénèse du cambium, depuis la formation du procambium dans l'apex jusqu'à la différenciation des initiales fusiformes et des initiales radiales.

II. — TRAVAUX CONCERNANT LE CAMBIUM LIBÉRO-LIGNEUX

Le terme de « cambium », par lequel les Botanistes désignent actuellement la zone génératrice produisant le phloème et le xylème, est très ancien puisqu'il a été créé par GREW (1682). C'était l'époque des premières investigations avec le microscope, et la nature cellulaire de cette région ne fut pas reconnue immédiatement ; GREW lui-même définissait le cambium comme une humeur organisable que l'on peut rencontrer à certaines époques de l'année à la surface du bois. En fait, il s'agissait sans doute du suc cellulaire qui, au printemps, sort en grande abondance des cellules cambiales lorsque l'on pratique une coupe dans un rameau. La présence de vraies cellules entre le bois et le liber ayant été démontrée plus tard, les auteurs allemands leur donnèrent le nom de cambium, tandis que les

botanistes français préféraient les baptiser « zone génératrice » tout en conservant le terme de « cambium » pour désigner le suc cellulaire si abondant dans cette région en période de croissance. Cette confusion de mots assez gênante persista jusque vers 1870 et rend délicate l'analyse des premiers travaux sur la zone génératrice libéro-ligneuse.

A. — LES TRAVAUX ANCIENS

En effet, les naturalistes s'étaient aperçus très tôt que la croissance en épaisseur des tiges se faisait au niveau de la limite entre le xylème et le phloème, mais sans d'abord se rendre compte du rôle joué par le « cambium ». MALPIGHI, le premier (1686), parle de l'accroissement en diamètre des plantes par la transformation du liber en bois, et GREW (1682) montre une opinion assez voisine. HALES (1727) semble croire, au contraire, que c'est le bois qui produirait l'écorce, tandis que DUHAMEL, en 1758, reprend les idées de MALPIGHI et de GREW; il est suivi dans cette voie par MIRBEL en 1802. KNIGHT fut le premier, en 1807-1808, à reconnaître qu'aubier et liber proviennent tous deux de la région « molle et succulente » située entre eux. Cette opinion est précisée par KIESER (1814) qui suggère que les nouvelles cellules du liber et du bois naissent à partir de petits globules contenus dans un « cambium » plus ou moins fluide. En 1816, MIRBEL se rattache finalement à cette idée et parle de « couche régénératrice ». Cette hypothèse est soutenue par DE CANDOLLE en 1827. RICHARD (1846) préfère l'expression « couche génératrice » pour désigner la zone qui, par cloisonnements ou « production de nouvelles cellules », donne d'une part le liber, d'autre part le bois sous l'influence de ce fluide nourricier qu'il nomme cambium.

Pendant ce temps, une idée de LA HIRE, émise en 1708, conduisit DU PETIT THOUARS à formuler (1809) une autre théorie : lorsqu'une nouvelle pousse se développe, les « fibres » qui s'y trouvent se prolongeraient vers le bas, formant par leur réunion un étui ligneux qui se glisserait à la partie inférieure de l'arbre entre l'écorce et le bois. Cette opinion fut âprement défendue vers le milieu du XIX^e siècle par GAUDICHAUD contre les attaques répétées de TRÉCUL, RICHARD et BRONGNIART, avant d'être complètement abandonnée une dizaine d'années plus tard.

A la suite des travaux de T. HARTIG (1853), MOHL (1858) et NÄGELI (1858), les botanistes admirent tous l'existence d'une zone génératrice cellulaire donnant naissance au xylème et au phloème, ces deux termes ayant justement été créés par NÄGELI en 1858, pour désigner le bois et le liber. Mais il faut attendre SANIO (1863) puis SACHS (1868 et 1874) et enfin VAN TIEGHEM (1870) pour que la distinction devienne nette entre le méristème latéral, ou zone génératrice, ou cambium, et le tissu qui donne naissance aux faisceaux primaires, nommé anneau d'épaississement (*Verdickungring*) par SANIO ou procambium par SACHS.

B. — LE FONCTIONNEMENT PÉRICLINE DU CAMBIUM

Si, depuis un siècle, le fonctionnement péricline de la zone génératrice ne fait plus aucun doute, la manière même dont se produit cette prolifération est encore discutée. Pour T. HARTIG (1853), le cambium serait formé par deux assises de cellules jumelles accolées dos à dos, la plus externe donnant naissance au phloème secondaire, la plus interne au xylème secondaire. Aucune observation précise n'est venue appuyer cette théorie et l'on n'a jamais pu distinguer deux assises initiales de nature différente qui devraient, si elles fonctionnaient de la façon décrite par HARTIG, être séparées par une membrane épaissie. Aussi, SANIO émit-il, en 1873, l'hypothèse d'un cambium constitué par une seule rangée d'initiales fonctionnant alternativement vers l'extérieur et vers l'intérieur pour donner naissance au liber

et au bois. MISCHKE (1890) et SCHOUTE (1902) appuient cette idée mais montrent en outre, comme le fera aussi BEIJER en 1927, que des divisions péricleines se rencontrent aussi fréquemment dans les cellules-mères du phloème et du xylème. La théorie de l'*assise cambiale unique*, qui s'harmonisait avec celle des initiales apicales de la tige et de la racine, devint rapidement classique. Cependant, quelques auteurs tels que RAATZ (1892), suivi par KLEINMANN (1923) et PRIESTLEY (1930-1933), affirmèrent que le cambium constituait une *zone multisériée* formée de cellules semblables et douées de propriétés de multiplication équivalentes.

Cette dernière opinion ne connut pas beaucoup de succès, mais contribua à aggraver l'imprécision du terme cambium. Certains, comme EAMES et MAC DANIELS (1951), réservent l'usage de ce mot à la seule assise génératrice; d'autres, tels PRIESTLEY (1930), ESAU (1953), ou BANNAN (1955), préférèrent désigner sous ce vocable l'ensemble des cellules initiales et de leurs dérivées immédiates.

Des divergences se font encore sentir lorsque les auteurs interprètent leurs coupes. Certains d'entre eux s'efforcent de déterminer une cellule initiale dans chaque travée radiale de la zone génératrice: c'est par exemple le cas de BANNAN (1955) pour le *Thuja*, de NEWMAN (1956) pour le *Pinus ponderosa*. D'autres botanistes, sur d'autres plantes, n'arrivent pas à distinguer une assise initiale nette lorsque le cambium est en pleine période d'activité prolifératrice. WIGHT (1933) montre, chez le Pin sylvestre, une zone cambiale d'épaisseur variable suivant la saison; ESAU (1948), chez la Vigne, ne peut discerner avec certitude une assise initiale unique. Ce problème est actuellement très discuté (B. F. WILSON, 1964).

C. — LA CROISSANCE DIAMÉTRALE DU CAMBIUM

Tout en donnant naissance au phloème et au xylème par son fonctionnement péricleine, la zone génératrice doit elle-même accroître sa circonférence. Pour NÄGELI (1858), cette croissance diamétrale est assurée par des cloisonnements radiaux, anticlines. R. HARTIG (1882) et KLINKEN (1914) pensent au contraire que des initiales fusiformes se divisent transversalement puis que chacune des cellules filles s'allonge par croissance intrusive. Ce concept, introduit par KRABBE (1886) sous le nom de « *gleitende Wachstum* » (*sliding* ou *gliding growth* pour les auteurs de langue anglaise), fut repris par JOST (1901) et par NEEF (1920).

BAILEY, au cours de très nombreuses recherches de 1919 à 1962 sur la zone cambiale, distingue deux types de cambiums dont le mode de croissance en diamètre serait différent (1923). Ce sont les cambiums étagés où toutes les initiales fusiformes ont la même longueur et sont disposées en rangées horizontales régulièrement empilées (exemple: *Robinia pseudacacia*) et les cambiums non étagés où les initiales sont de longueur variable et plus ou moins irrégulièrement arrangées (exemple: Gymnospermes, *Acer rubrum*). A chaque type de cambium correspondrait un mode de croissance en diamètre différent. Dans les cambiums étagés, l'accroissement en largeur se fait par des divisions longitudinales anticlines, ce qui explique la disposition régulière du tissu; dans les cambiums non étagés, les divisions sont plus ou moins transverses et sont suivies d'une elongation cellulaire. Chez les plantes à cambium non étagé, mais à initiales assez courtes et à tissu vasculaire très spécialisé, ce qui est d'ailleurs le cas des Acéracées, ce plan de division est très oblique et tend à se rapprocher de celui des espèces à cambium étagé.

PRIESTLEY (1930 *a* et *b*) se penche sur cette question et suggère que la croissance intrusive n'est possible que tant que dure l'elongation de la tige. Lorsque celle-ci est terminée, la croissance intrusive implique la disparition des connexions cellulaires préexistantes. Il pense pouvoir montrer que, chez le Pin étudié par BAILEY, la croissance diamétrale du cambium ne nécessite pas plus de 5 divisions en 60 ans pour chaque initiale fusiforme. PRIESTLEY suppose que, dans ce cas, il peut se faire un réajustement sans rupture des connexions intercellulaires et propose d'appeler ce mode de croissance « *symplastic growth* ». La théorie de PRIESTLEY

est soutenue par MEEUSE (1941), mais critiquée par SCHOCH-BODMER (1945) qui lui préfère la théorie de la « croissance intrusive », tout en substituant à ce terme celui de « *Interpositionwachstum* » ou « croissance par interposition ».

Ces théories sont discutées par DODD (1948) en même temps que l'on met l'accent, dans l'étude de la croissance en diamètre du cambium, sur le rôle joué par la production et la multiplication des initiales de rayons. Un élève de BAILEY, BARGHOORN, étudie en 1940-1941 l'origine des rayons ligneux secondaires; il montre que les initiales radiales proviennent en grand nombre du cloisonnement des initiales fusiformes et que l'élargissement des rayons contribue à augmenter la circonférence cambiale. Inversement, certaines initiales radiales peuvent se transformer en initiales longues, et BARGHOORN conclut à la grande plasticité des éléments cambiaux.

C'est souvent sur cette plasticité qu'insistent les auteurs de ces vingt dernières années, en particulier BANNAN qui, à partir de 1950, étudie en détail la zone cambiale de nombreuses Gymnospermes parmi lesquelles le *Thuja* et le *Chamaecyparis* ont une place prépondérante. Il montre que PRIESTLEY s'est trompé en évaluant le taux des divisions anticlines de chaque initiale fusiforme à 5 en 60 ans. L'impression de ce rythme très lent est donnée par les pertes considérables d'initiales fusiformes provoquées soit par leur différenciation en éléments libériens ou ligneux, soit par leur division transversale qui donne naissance à de nouvelles initiales de rayons. Cela conduit à des changements importants dans les relations intercellulaires et à des ajustements complexes. Pour compenser cette perte, le rythme des divisions anticlines des initiales fusiformes est en réalité assez grand surtout au cours des premières années de croissance, et ces mitoses se produisent, pour la plupart, à la fin de la saison de croissance. En outre, une alternance semble exister, chez les initiales fusiformes, entre des phases d'élongation et des périodes de divisions. WHALLEY (1950), BANNAN et WHALLEY (1950) ainsi que BAYLY (1956) et BANNAN et BAYLY (1958) abordent aussi ces problèmes de fonctionnement cambial. BRAUN (1955) étudie le développement des rayons. DAVID, LAPRAZ et BOST (1959), reprenant des observations de BAILEY (1920 c), montrent que les initiales cambiales deviennent de plus en plus longues au fur et à mesure que la branche vieillit. La perte par différenciation des initiales fusiformes ou leur transformation en initiales radiales est également soulignée par CHEADLE et ESAU (1961), par EVERT (1961), ainsi que par HEJNOWICZ (1961). La production d'initiales radiales peut se faire, soit par cloisonnement transversal des initiales fusiformes, suivi de leur conversion en initiales courtes, soit par une mitose qui détache une petite cellule à l'extrémité ou sur le côté d'une initiale longue. EVERT ajoute à cette liste la division transverse d'initiales courtes préexistantes. Toutes ces études mettent bien l'accent sur les changements et les remaniements continuels qui se produisent au sein de la zone cambiale et permettent l'accroissement annuel de sa circonférence. Cependant, CUMBIE (1963) ne constate pas de tels remaniements chez une Dicotylédone herbacée, l'*Hibiscus lasiocarpus*.

D. — PÉRIODICITÉ DE L'ACTIVITÉ CAMBIALE

Jusqu'à présent, toutefois, l'essentiel des travaux effectués sur le cambium a trait à l'activité cambiale proprement dite, et plus spécialement à la production saisonnière du bois. C'est là évidemment un sujet très important au point de vue de l'exploitation forestière, et de nombreuses observations ont été accumulées dans ce domaine concernant un grand nombre d'espèces et de stations géographiques. Des revues d'ensemble de ces travaux ont été faites par GROSSENBACHER (1915), par PRIESTLEY (1930 a), par LADEFOGED (1952) et tout récemment par STUDHALTER, GLOCK et AGERTER (1963) : nous nous bornerons ici à indiquer les faits les plus saillants.

1° **Recherches essentiellement histologiques.** — LODEWICK (1925 et 1928) constate une différence dans la reprise d'activité entre les plantes à bois de type diffus et celles dont le bois est de type annulaire. SWARBRICK (1927 et 1928) insiste sur le « gonflement » apparent des cellules cambiales à la fin de la période de repos hivernal, avant la reprise des divisions. De 1927 à 1935, PRIESTLEY et ses élèves publient de nombreuses études. Ayant constaté que pendant le fonctionnement cambial, l'écorce se détache plus facilement du bois, ils utilisèrent cette propriété (*strip-method*) pour noter l'apparition, la propagation et la durée de l'activité cambiale. En particulier, COCKERHAM (1930) et ELLIOT (1935) observent les variations saisonnières de cette activité et la production de phloème chez l'*Acer pseudo-platanus*. PRIESTLEY et son école concluent que l'activité cambiale est bien précédée par un gonflement des initiales; elle s'étend à partir du bourgeon jusqu'à l'axe et commence peut-être dans le procambium d'une jeune feuille. L'arrêt de l'activité se fait de la même manière. Ces faits sont aussi étudiés par BROWN (1935-1937) chez le Peuplier, en relation avec des réactions cicatricielles. L'activité cambiale est également l'objet des recherches de KUNDU (1944) et de CAMERON et SCHROEDER (1945). En 1947, DAUBENMIRE et DETERS publient leurs observations sur la croissance radiale de 17 espèces dont l'*Acer pseudoplatanus*.

Les rapports entre l'activité cambiale et la production saisonnière du phloème sont envisagés plus particulièrement par HUBER (1939) et surtout par ESAU (1948). ARTSCHWAGER (1950), BOSSHARD (1951) et SCHNEIDER (1952) s'intéressent aussi à ce problème. Cette relation entre le fonctionnement cambial et le cycle saisonnier du phloème a été récemment étudiée chez le Sapin de Douglas par GRILLOS et SMITH (1959), et chez diverses Dicotylédones ligneuses par EVERT (1960, 1961, 1962, 1963 a et b) et par DERR et EVERT (1962).

D'autres auteurs observent la production annuelle du bois en rapport avec l'activité cambiale. Dans ce domaine, nous pouvons citer les recherches de FAHN (1953 et 1955), de KAZARJAN (1954) et de ERMICH (1956), ainsi que les travaux de nombreux auteurs italiens, en particulier de MANGANELLI RAINERI (1954), de FELICE MASTELLONI (1961) et de SCARAMUZZI (1961). De son côté, LOBZHANIDZE (1961) étudie les particularités de l'activité cambiale et de la formation du bois dans plus de 70 espèces ligneuses cultivées dans des conditions de sol et de climat très différentes. Des observations un peu analogues sont publiées par KNIGHT (1961) et par WODZICKI (1962).

L'activité cambiale du Sapin et du Pin et l'évolution des dérivées xylémiennes et phloémiennes ont fait tout récemment l'objet des recherches de B. F. WILSON (1963, 1964).

2° **Etudes physiologiques de l'activité cambiale.** — Les premières observations effectuées dans ce domaine soulignent l'influence conjuguée des facteurs climatiques et des facteurs internes.

T. HARTIG (1875) a montré le premier que l'activité cambiale se réveille au printemps dans les jeunes branches pour atteindre successivement le tronc et les racines : cette progression se fait en un mois et demi à deux mois. Tandis que R. HARTIG (1882) souligne l'influence de la température sur le « réveil » du cambium, JOST (1893) montre que l'activité cambiale est sous la dépendance d'une substance diffusible produite par les bourgeons. KASTENS (1924) suggère que ce « stimulus cambial » est de nature hormonale. Mais cette idée est très fortement combattue, en particulier par PROEBSTING (1925).

Peu après, SNOW inaugure une période fructueuse de recherches sur l'origine hormonale de l'activité cambiale, car il est le premier à faire à ce propos des expériences précises (1933-1935); ces expériences démontrent l'influence des hormones de croissance contenues dans les bourgeons sur la reprise de la prolifération cambiale. Ces résultats sont encore combattus par LOOMIS (1935), mais ZIMMERMANN (1936) et SÖDING (1936, 1937 et 1940) défendent la thèse de SNOW. AVERY, BURKHOLDER et CREIGHTON (1937) font une analyse très précise des rapports entre la

teneur en auxine et le fonctionnement cambial chez le Marronnier et le Pommier. BROWN et CORMACK (1937) puis GOUWENTAK et MAAS (1940 et 1941) et FREY-WYSSLING (1940) continuent dans cette voie. Ces recherches sont reprises un peu plus tard par FRASER (1951 et 1952).

De 1949 à 1960, WAREING et ses collaborateurs essaient d'envisager l'activité cambiale dans son contexte physiologique : rapports avec la production d'hormones de croissance ou d'inhibiteurs par les bourgeons, avec la dormance, avec le photopériodisme. Ils montrent en particulier que chez les espèces dont le bois est de type diffus, comme l'*Acer pseudoplatanus*, l'activité cambiale s'étend très lentement tout le long des branches et du tronc; au contraire, chez les autres plantes, elle se propage très rapidement. Les relations entre croissance, dormance et photopériode sont également envisagées par MOLLART (1954) et par DOWNS (1957). La dormance du cambium et des bourgeons intéresse BUIS (1959), en particulier chez l'*Acer platanoides*, tandis que DVORAK (1961) observe le comportement d'arbres privés de leurs bourgeons. CHARDENON et TARIS (1959) étudient l'action de diverses substances organiques sur la reprise de l'activité cambiale de boutures de Peuplier. SOROKIN, MATHUR et THIMANN (1962) analysent les effets des auxines et de la kinétine sur le fonctionnement cambial et la différenciation du xylème chez de jeunes Pois.

Depuis une quinzaine d'années, divers auteurs reviennent à l'étude de différents facteurs écologiques sur le fonctionnement cambial. JACQUIOT (1950) observe, entre autres, l'influence de la température. L'action de ces facteurs, en particulier des variations de température, fait aussi l'objet des recherches de KOSLOWSKI et de ses collaborateurs (1962). DUFF et NOLAN (1953) analysent les effets du climat sur la croissance en épaisseur de plusieurs espèces forestières canadiennes, et LOBZHANIDZE (1961) fait de même pour des arbres croissant en Géorgie. L'influence de la teneur en eau du sol et celle de l'irrigation sont étudiées par HUSAIN et COOPER (1958) et par FRITTS (1960). Les relations avec la résistance du froid sont envisagées par COOPER, TAYLOR et MAXWELL (1955) pour l'Oranger, puis par MONANGE (1961) pour diverses Gymnospermes. Enfin, les problèmes de régénération cambiale sont abordés par KYAW (1959) et par J. et P. M. WILSON (1961).

Des mises au point sur la physiologie cambiale ont été faites par HUBER (1952), par KRAMER et KOSLOWSKI (1960) et par MOREL (1960).

E. — ÉTUDE CYTOLOGIQUE DU CAMBIUM

Si les caractères anatomiques et le rôle du cambium sont étudiés et plus ou moins connus depuis longtemps, la cytologie des méristèmes secondaires n'a été abordée qu'à partir de 1919 par BAILEY. Cet auteur s'est tout d'abord attaché à l'observation des noyaux des cellules cambiales ainsi qu'à celle de leurs mitoses; il conclut que ces cellules sont uninucléées, malgré leur grande longueur, que le rapport nucléo-plasmatique varie avec les espèces, et souvent avec les saisons, tandis que le nombre de chromosomes est normal. Lors de la mitose, le fuseau est oblique et cette disposition donne un aspect très particulier aux figures de division des initiales fusiformes. BAILEY étudie également les vacuoles des cellules cambiales dans diverses espèces et montre qu'elles subissent d'importantes variations saisonnières : les vacuoles sont nombreuses et petites en hiver, alors qu'il n'y en a qu'une seule dans chaque initiale au printemps. Ces transformations sont réversibles et les formes de transition nombreuses. Seul, parmi les espèces étudiées, le *Fraxinus americana* échappe à cette règle, ses initiales fusiformes conservant une vacuole unique au cours de l'année. Enfin, BAILEY observe les membranes cellulaires et insiste sur les épaississements en chapelets qu'elles présentent pendant l'hiver. Plus récemment, BUVAT (1956) a montré que, chez le Robinier, le chondriome, comme les vacuoles, manifestait des variations saisonnières : très divisé en hiver, le chondriome forme au printemps et en été des chaînes plus ou moins longues

d'éléments associés bout à bout. Ce processus a été souvent remarqué par BUVAT dans des cellules soumises à l'action de l'eau. La morphologie du chondriome paraît refléter ainsi les changements saisonniers de teneur en eau. Des modifications analogues du chondriome se retrouvent dans les cellules du parenchyme libérien. Enfin, THIMANN et KAUFFMANN (1957) ont montré que, dans le cambium de Pin, la vitesse des courants cytoplasmiques varie au cours de l'année; nulle en hiver, elle augmente en février, passe par un maximum en mars, puis diminue lentement durant l'été.

F. — LES CARACTÈRES CHIMIQUES DU CAMBIUM

La cytologie du cambium commence donc à être en partie connue, mais son histochimie demeure jusqu'ici inexplorée. Certaines recherches ont cependant été faites sur la chimie du cambium. Mais elles restent encore très incomplètes, d'autant plus qu'elles se sont toujours heurtées à la même difficulté : il est pratiquement impossible, en raison de sa très faible épaisseur, d'isoler la zone cambiale des tissus qui l'entourent et, suivant les cas, les auteurs ont étudié soit l'ensemble phloème et cambium, soit toute la zone corticale, c'est-à-dire écorce, phloème et cambium, soit enfin la région du cambium et de l'aubier. Les premiers travaux dans ce domaine sont ceux de WISLICENUS (1928 et 1933), de KLASON (1929) et de SCHWALBE et NEUMANN (1930). En 1940, des élèves de PRIESTLEY, ALLSOPP et MISRA trouvent chez le Frêne, l'Orme et le Pin une importante proportion de saccharose dans la zone cambiale et le jeune xylème. Entre 1949 et 1957, SIMINOVITCH, BRIGGS et CHATER reprennent d'anciennes observations de JONES, GERSDORFF et MOELLER (1925) et d'ANDERSON (1936) sur le Robinier. Ils étudient les variations du taux des protéines solubles dans la zone corticale de cet arbre : il se produit chez cette espèce une accumulation de protéines solubles en hiver. En 1957, GIBBS publie les résultats de nombreuses années de recherches sur la teneur en eau du bois et de la région corticale de plusieurs dizaines d'arbres canadiens. Il observe un minimum net en automne et un maximum important au printemps. Certaines espèces, certains *Acer* en particulier, montrent un deuxième minimum dans le courant de l'hiver. Cependant, des travaux analogues effectués par ENGELHARD et LOMASSON (1960) ont donné des résultats très différents de ceux de GIBBS : ils observent un minimum en septembre et un maximum en décembre pour des arbres forestiers du Nord-Ouest des Etats-Unis, mais pas de maximum au printemps.

D'autre part, THORNER et NORTHCOTE (1961) étudient les transformations chimiques qui se produisent au cours de la différenciation des cellules cambiales. Tout récemment, STEWART et AUSTIN (1963) analysent les hydrates de carbone contenus dans la zone cambiale de l'Eucalyptus.

*
**

Cet aperçu historique nous montre qu'un grand nombre de problèmes se posent encore à propos du cambium. En particulier, l'évolution histologique et cytologique du procambium en cambium est demeurée pratiquement ignorée jusqu'ici, tandis que la cytologie et la cytochimie de la zone cambiale ne sont encore que très partiellement connues, surtout en ce qui concerne leurs rapports avec le cycle saisonnier du cambium.

Aussi, après un travail préliminaire sur l'origine du procambium chez l'*Acer pseudoplatanus* (1960 a et b), avons-nous tenté d'aborder

ces divers problèmes; nos premiers résultats sur les variations saisonnières du chondriome (1961) et des vacuoles (1962 *a*) dans le cambium ont déjà confirmé et complété respectivement ceux de BUVAT (1956) et de BAILEY (1923) sur ces sujets. Nous avons ensuite essayé d'analyser le mode de fonctionnement de la zone cambiale (1962 *b*). C'est l'ensemble de nos observations sur le cambium que nous allons exposer et discuter maintenant. La connaissance précise des caractères et du fonctionnement du cambium nous a permis en outre de reconnaître le moment où il se différencie dans la tige et, par conséquent, de pouvoir suivre les diverses étapes de sa formation à partir du procambium. Ces recherches sur l'ontogénie du cambium feront l'objet de la seconde partie de ce mémoire.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Nous exposerons d'abord les raisons qui nous ont amenée à étudier le Sycomore, puis la manière dont furent prélevés les différents échantillons, enfin les techniques employées au cours de nos observations.

I. — CHOIX DU MATÉRIEL

L'étude de l'origine et des variations saisonnières des cellules cambiales de la tige nous imposait le choix, au moins comme premier matériel de travail, de plantes vivaces, arbres, arbrisseaux ou arbustes. Nous avons préféré choisir des Dicotylédones plus intéressantes en général, par leur complexité, que les Gymnospermes. Les observations vitales et les fixations cytologiques nécessitant un intervalle de temps réduit au minimum entre le prélèvement et l'utilisation, nous avons cherché notre matériel parmi les plantes du jardin botanique de l'Ecole Normale Supérieure. Après avoir travaillé sur plusieurs espèces, en particulier la Giroflée, le Sureau et le Sycomore, nous nous sommes pratiquement limitée à cette dernière plante, à propos de laquelle nous pouvions disposer de plusieurs exemplaires adultes. C'est donc seulement l'*Acer pseudoplatanus* que nous envisagerons dans les pages qui vont suivre.

II. — CONDITIONS DE PRÉLÈVEMENT DES ÉCHANTILLONS

Parmi les six ou sept Sycomores du jardin, deux surtout nous ont servi pour cette étude. Mais pour chaque échantillon, nous indiquons toujours l'arbre dont il provenait. En effet, le cycle annuel peut se trouver décalé d'un arbre à l'autre. Nous ne décrirons pas cet Erable, car il est bien connu, mais nous rappellerons que sa croissance est monopodiale et que ses feuilles sont opposées décussées. Pour plus de commodité, nous numérotions les paires de feuilles successives de 1 à n pour chaque segment annuel, en comptant à partir de la base du rameau. Le premier entrenœud d'une année est alors celui qui se situe entre les traces des écailles du bourgeon d'hiver et la première paire de feuilles, le deuxième entrenœud est compris entre la première et la

deuxième paire de feuilles, et ainsi de suite jusqu'aux traces des écailles du bourgeon d'hiver de l'année suivante.

Notre étude nécessitait deux sortes de prélèvements. D'une part, l'observation des points végétatifs était indispensable à la détermination de l'origine des cellules procambiales et cambiales; d'autre part, l'examen de branches adultes était nécessaire à l'étude du cambium proprement dit. Ces prélèvements furent faits à des intervalles plus ou moins rapprochés, suivant la rapidité des transformations cytologiques subies aux différentes saisons. Le temps séparant deux observations varie entre quatre jours au printemps et trois semaines en été et en hiver. Nos examens furent répétés sur plusieurs années successives afin de faire la part des variations des conditions climatiques d'une année sur l'autre, et afin de vérifier si les résultats obtenus correspondaient bien à des phénomènes constants. Nous avons observé plus de cinq cycles annuels successifs, de mai 1957 à la fin de 1962, mais les fixations effectuées au cours de la première année n'ont pas été très bonnes et n'ont servi qu'à nous donner une idée d'ensemble. Cependant, elles nous permirent de savoir quelles étaient les régions de l'arbre les plus intéressantes à examiner.

A. — PRÉLÈVEMENT DES POINTS VÉGÉTATIFS

La formation du procambium au niveau de l'apex peut être étudiée de façon plus favorable au printemps, période d'intense activité prolifératrice. Il nous fallait donc autant que possible être sûre que les points végétatifs fixés en mars-avril allaient initier de nouvelles ébauches foliaires, en plus des quatre paires (huit feuilles) présentes à l'intérieur des écailles depuis le début de l'été précédent. Or, nous avons remarqué qu'un bourgeon terminal donne souvent naissance au printemps à un rameau comportant en général à peu près le même nombre de feuilles que le rameau dont il est issu. Cette constatation nous a conduite à ne fixer au printemps que les apex de rameaux portant plus de dix feuilles, que nous appelons « rameaux longs ». Les « rameaux courts » sont ceux qui ne forment pas de nouvelles ébauches foliaires au printemps, c'est-à-dire qu'ils portent une à quatre paires de feuilles. Pour la même raison, nous avons éliminé les bourgeons latéraux. Chez ceux-ci, en effet, le nombre de feuilles formées, et par suite la longueur du rameau latéral, dépend de leur niveau sur la tige; il intervient là des questions assez complexes de dominance du bourgeon terminal.

Par souci d'homogénéité avec les fixations printanières, nous n'avons fixé que des points végétatifs de rameaux longs durant toute l'année. En fait, bien que les rameaux dits longs puissent porter de 10 à 40 feuilles, les branches qui en possèdent entre 10 et 20 sont les plus fréquentes et, pour la majeure partie, nos fixations ont été faites sur

des rameaux de 14 ou 16 feuilles. Il était au moins prudent de préciser ainsi nos conditions de travail, bien que tous les apex de « rameaux longs » que nous avons eu l'occasion d'observer nous aient toujours paru avoir un comportement semblable.

Enfin, comme nous ne nous intéressions qu'à des phénomènes purement végétatifs, nous avons voulu éviter de fixer des méristèmes inflorescentiels. Or, depuis le début de l'été qui suit leur formation jusqu'à la fin de l'hiver, les bourgeons terminaux à fleurs ou à feuilles sont morphologiquement identiques chez l'Erable. Cependant, seules les branches hautes donnent des fleurs. Nous avons donc prélevé les apex des branches basses et des rejets. Ce qui avait en outre l'avantage de nous fournir, en général, des rameaux plus vigoureux et plus longs.

Par suite des restrictions que nous nous sommes ainsi imposées pour la récolte de notre matériel, nous nous sommes parfois trouvée un peu à court de points végétatifs, surtout au printemps. Nous avons dans ce cas prélevé des bourgeons sur divers arbres poussant dans la région parisienne, et ces apex se sont montrés semblables à ceux qui provenaient du jardin de l'Ecole Normale.

B. — PRÉLÈVEMENT DU CAMBIUM

Nos observations ont porté sur des branches d'un, de deux, ou de trois ans. En avril-mai, au moment de l'allongement et de la formation du rameau de l'année, nous avons prélevé des fragments appartenant à tous les entrenœuds successifs depuis le bourgeon jusqu'à la base du rameau. En dehors de cette période de croissance très active, nous n'avons, le plus souvent, observé que les entrenœuds 3 et 6. En effet, leur origine est différente et nous voulions être assurée que, une fois leur elongation achevée, ils se comportaient bien de la même manière. L'entrenœud 3 se forme au moment de l'initiation de la troisième paire de feuilles du bourgeon, c'est-à-dire, pour les rameaux de 16 feuilles environ, vers le mois de juillet. Par conséquent, il passe l'hiver à l'état d'ébauche à l'intérieur du bourgeon. Au contraire, l'entrenœud 6 se constitue au printemps suivant, à la fin de mars en général, lors de la reprise d'activité du méristème terminal. Nous avons choisi cet entrenœud, car c'est le premier qui se forme au printemps et dont il n'y a jamais aucune trace pendant l'hiver (entrenœud compris entre la 5^e et la 6^e paire de feuilles). L'entrenœud 3 fut sélectionné d'autre part comme étant en général le plus long du rameau (15 cm en moyenne) et permettant, par conséquent, le prélèvement de nombreux échantillons. Nous pouvions ainsi traiter, par des méthodes différentes, des pièces provenant d'un même entrenœud et comparer les divers résultats obtenus.

III. — LES MÉTHODES D'ÉTUDE

A. — OBSERVATIONS VITALES

Les conditions indispensables à l'observation vitale des cellules cambiales sont liées de façon très étroite à leur pression osmotique. Nous exposerons donc nos techniques d'étude en même temps que les variations de pression osmotique. Signalons seulement ici que nous avons utilisé comme colorants vitaux le rouge neutre pour les vacuoles et le mélange Nadi pour les lipides suivant la technique de BUVAT (1944). Les essais de coloration du chondriome par le vert janus ou d'autres colorants vitaux se sont toutefois soldés par des échecs.

B. — TRAVAUX SUR DU MATÉRIEL FIXÉ

Les techniques que nous avons utilisées sont classiques et, pour la plupart, décrites dans les manuels de LANGERON (1949) et de LISON (1953). Cependant, nous avons été obligée de les adapter quelque peu, dans certains cas, pour qu'elles conviennent à notre matériel. En effet, l'étude des apex, aussi bien que celle des rameaux d'arbres, pose un certain nombre de problèmes techniques, en raison de la lignification des échantillons. Dans certains cas, la mise au point d'une technique satisfaisante a demandé un temps considérable.

α) Fixation. — Nous avons employé simultanément le formol neutre à 6 % d'aldéhyde formique, l'alcool absolu tartrique et le fixateur de Meves pour les recherches histochimiques, le mélange formol-alcool-acide acétique (F. A. A.) à la fois pour l'histochimie et l'histologie, et les liquides de Navachine, de Helly et de Regaud pour les observations caryologiques et cytologiques. Dans le cas du mélange de Regaud, nous n'avons obtenu, avec la formule classique, que des résultats médiocres dus à la difficulté de pénétration du fixateur dans des pièces en partie très lignifiées ainsi qu'à la présence de tanins. Après divers essais, nous avons employé la technique suivante qui nous a donné de bien meilleurs résultats :

— fixation 3 à 4 jours avec le mélange :

bichromate de potassium 3 %..... 3 ml,
formol Merck 35 % neutralisé..... 1 ml;

— postchromisation au bichromate de potassium à 3 % :

— 5 jours pour les points végétatifs et les rameaux jeunes (1 à 2 mois)
où les fibres péricycliques ne sont pas lignifiées;

— 1 à 3 jours pour les rameaux âgés; la postchromisation n'est d'ailleurs pas indispensable dans ce cas pour les coupes effectuées à congélation.

Les échantillons, points végétatifs ou branches, sont décortiqués au maximum avant la fixation. En particulier, pour faciliter la pénétration du fixateur dans les cellules cambiales, nous enlevons au rasoir l'écorce subérifiée des rameaux ainsi que la plus grande partie du phloème, toujours riche en fibres, avant de découper l'échantillon à l'aide d'une lame de rasoir. Il faut en outre éviter autant que possible les vibrations et prendre garde de ne pas appuyer sur les régions destinées à être fixées, de manière à ne pas altérer ou écraser la zone cambiale.

b) Obtention des coupes. Les coupes à congélation furent effectuées aussi bien pour les recherches histochimiques que pour l'étude cytologique des rameaux adultes. Elles furent pratiquées en général à une épaisseur de 6 μ . Les coupes sont ensuite transportées dans les différents bains soit à l'aide d'un pinceau, soit dans une sorte de petit panier fait dans un fragment de bas en nylon; puis elles sont montées entre lame et lamelle. Cependant, les coupes faites dans des morceaux de tige fixés entre avril et juin se sont avérées extrêmement fragiles. A cette époque, en effet, l'écorce se sépare très facilement du bois au niveau du cambium (phénomène sur lequel est basée la « strip method » des auteurs anglais pour déterminer les périodes d'activité cambiale). Afin de conserver les coupes et de pouvoir les transporter d'un bain à un autre, nous avons dû les coller sur une lame avec de l'eau albumineuse relativement concentrée; la lame et les coupes sont mises à sécher quelques minutes sur une platine tiède. En contrôlant cette méthode sur des coupes de rameaux fixés en hiver, soit collées sur lame, soit colorées directement, nous avons pu constater que le chauffage et le collage n'altéraient pas le chondriome; mais les colorations à l'hématoxyline ont tendance à être un peu empâtées et sont moins claires dans le cas des coupes collées à l'eau albumineuse.

Les inclusions à la paraffine furent essayées avec tous les matériels. Mais seuls les apex prélevés en avril-mai purent être inclus dans la paraffine à 54°/56°, car ils ne possèdent pas de régions lignifiées. Pour tous les autres points végétatifs, ainsi que pour les rameaux, les inclusions furent faites dans la paraffine à 60°/62°, précédées de quatre bains :

Toluène paraffine	3/4 d'heure.
Paraffine 54/56°	3/4 d'heure.
Paraffine 58°	1 heure et demie.
Paraffine 60/62°	3 heures.

D'autre part, nous avons constaté que les coupes longitudinales de rameaux se faisaient bien mieux, après l'inclusion dans la paraffine, lorsque l'on oriente la pièce de manière à ce que les fibres se trouvent perpendiculaires à l'arête du rasoir. Ceci nous a permis d'obtenir des coupes à la paraffine de 3 μ d'épaisseur même dans des branches de

2 ans. Les colorations sont moins bonnes que pour les coupes à congélation, mais il est parfois intéressant d'avoir des coupes sérieées. Nous avons également pu faire des coupes sérieées de sections transversales de tiges, ce qui nous a permis de procéder à des relevés de mitoses pour l'étude de l'activité cambiale. Dans ce cas, l'épaisseur des coupes était de 8 à 10 μ . Pour les apex, nous avons réalisé des coupes de 5 μ d'épaisseur pour les études histologiques ou histochimiques et des coupes de 2 μ d'épaisseur pour les observations cytologiques.

c) Colorations. — 1° **Recherches histochimiques.** — Pour déceler et identifier les lipides, nous avons utilisé les colorations classiques indiquées par LANGERON et par LISON dans leurs manuels. Nous ne les détaillerons pas ici, car nous serons obligée de discuter de leur valeur au cours de l'exposé de nos recherches. En outre, nous avons souvent employé, pour caractériser les lipides, le fixateur de Meves. Cette solution à base d'acide osmique confère aux granulations lipidiques une teinte gris plus ou moins foncé. Elles se distinguent donc bien sur les coupes et il suffit de faire une coloration de fond, par exemple au rouge de ruthénium, pour les faire ressortir.

L'amidon a été repéré sur le matériel frais à l'aide du réactif iodo-ioduré. Après fixation au liquide de Regaud, nous avons, de préférence, utilisé la solution iodo-iodurée modifiée par GUILLIERMOND. Lorsque nous désirions obtenir des préparations stables, nous avons employé la technique de Mac Manus qui permet de colorer l'amidon et les polysaccharides en rose foncé à l'aide du réactif de Schiff.

Diverses colorations classiques, telles que celle de Millon ou bien celle à la ninhydrine, nous ont également servi pour l'étude des protides. En outre, nous avons fréquemment appliqué la technique de Brachet pour observer la localisation des acides ribonucléiques (ARN). Après fixation au FAA, une partie des coupes est traitée par la ribonucléase, tandis que les autres servent de témoins. Les unes et les autres sont ensuite colorées par un mélange de vert de méthyle et de pyronine. La comparaison entre les coupes traitées à la ribonucléase et les témoins permet de localiser les ARN.

2° **Histologie.** — Nous avons souvent apprécié, pour nos études histologiques, les coupes témoins qui nous servaient pour la recherche des ARN. La coloration au vert de méthyle-pyronine permet de distinguer facilement, sur les coupes à la paraffine, les tissus lignifiés et de repérer immédiatement les zones méristématiques. Cela a facilité notre travail sur l'évolution des faisceaux procambiaux et sur l'activité cambiale. Mais nous avons également employé des colorations à l'hématoxyline après fixation soit par le FAA, soit avec le mélange de Navachine.

3° **Cytologie.** — Les divisions cellulaires ont été observées le plus souvent à l'aide des préparations précédentes, mais l'étude des noyaux

a été effectuée sur du matériel coloré suivant la technique de Feulgen après fixation avec une solution de Helly, non suivie de postchromisation.

Pour observer le chondriome, nous avons utilisé des coupes colorées à l'hématoxyline après fixation au mélange formol-bichromate de Regaud. Nous avons très souvent employé une double coloration en effectuant, avant le passage dans l'hématoxyline, une réaction de Mac Manus. Dans ce cas, le chondriome apparaît noir, l'amidon et les membranes celluloses rouges et les préparations gagnent en contraste.

PREMIÈRE PARTIE

LE CAMBIUM ET SES DÉRIVÉS

Le cambium d'*Acer pseudoplatanus* est un cambium non étagé, c'est-à-dire que les initiales fusiformes n'apparaissent pas régulièrement disposées en vue tangentielle (Pl. III). Dans les rameaux d'un an, les initiales courtes sont groupées en rayons uni- ou bisériés, rarement trisériés. Dans les tiges âgées, elles édifient des rayons en général plurisériés.

Les initiales fusiformes sont relativement courtes, puisque leur longueur moyenne est de 320 μ alors que chez le Pin, par exemple, elles sont dix fois plus longues. Ces cellules aplaties n'ont que 2 à 4 μ d'épaisseur et leur plus grande largeur peut atteindre une vingtaine de microns. L'observation vitale montre qu'elles possèdent un noyau allongé, ovoïde, pourvu de plusieurs nucléoles. Le cytoplasme contient des granulations lipidiques plus ou moins nombreuses, mais pas de plastes visibles, et le chondriome n'est pas discernable dans une cellule vivante. La forme, les dimensions et le nombre des vacuoles varient de manière considérable suivant les saisons.

Les initiales radiales ont des hauteurs très diverses : lorsqu'elles sont jeunes, c'est-à-dire lorsqu'elles viennent de se former à partir d'une initiale fusiforme, elle ont entre 10 et 100 μ de long; lorsqu'elles ont achevé leur évolution, elles sont grossièrement isodiamétriques, leurs trois dimensions oscillant de 8 à 12 μ . Leur noyau, ovoïde ou sphérique, est plus petit que celui des initiales fusiformes. Des inclusions lipidiques et des plastes, en particulier des chloroplastes, sont visibles dans le cytoplasme. La forme des vacuoles, comme pour les initiales longues, est très variable suivant les saisons.

Les modifications saisonnières du cambium que l'on peut remarquer au cours de simples observations vitales se montrent en réalité profondes et complexes lorsque l'on fait une étude détaillée de la zone cambiale et de son fonctionnement.

CHAPITRE PREMIER

LE NOYAU ET L'ACTIVITÉ GÉNÉRATRICE DU CAMBIUM

I. — LE NOYAU DES CELLULES CAMBIALES

1° Structure des noyaux quiescents.

Dans les initiales fusiformes, les noyaux quiescents sont allongés et aplatis (fig. 2, *A* et *B*). Ils atteignent environ 22 μ de longueur et leurs dimensions transversales sont de 4 μ pour le plus grand diamètre et de 2 μ seulement pour le plus petit. Ils peuvent renfermer de 1 à 5 nucléoles, mais, dans le cas le plus fréquent, on en observe 3. La taille de ces nucléoles est variable, un ou deux sont souvent plus gros que les autres. Dans les initiales radiales, les noyaux sont ovoïdes ou presque sphériques, de 5 à 11 μ de longueur sur 3 à 5 μ de largeur; ils contiennent 1 ou 2 nucléoles, de diamètre voisin de celui des plus petits nucléoles des initiales fusiformes (fig. 2, *C*). Lors de la transformation d'une initiale fusiforme en initiales courtes, qui se fait par divisions répétées, les noyaux-fils se raccourcissent et deviennent plus globuleux au fur et à mesure que se succèdent les mitoses et, en même temps, le nombre de leurs nucléoles diminue.

Dans les dérivés cambiales, la forme et les dimensions des noyaux varient suivant la taille et la forme des cellules auxquelles ils appartiennent : par exemple, ils sont très allongés dans les cellules hautes du parenchyme ligneux, ils sont ovoïdes dans les cellules plus courtes du parenchyme libérien. Mais, dans tous les cas, leurs nucléoles ont un diamètre moindre que celui des nucléoles des cellules cambiales.

Une coloration effectuée suivant la technique de Feulgen, après fixation par le mélange de Helly, montre que les noyaux du Sycomore possèdent des prochromosomes petits et nombreux; il est difficile d'y déceler un réseau chromatique (fig. 2, *A* à *C*). Cette structure rappelle celle qui a été décrite par DELAY dans l'espèce voisine *Acer platanoides*, chez qui les noyaux sont aréolés et possèdent un nombre d'euchromocentres légèrement inférieur à celui des chromosomes ($2n = 26$ pour l'Érable plane).

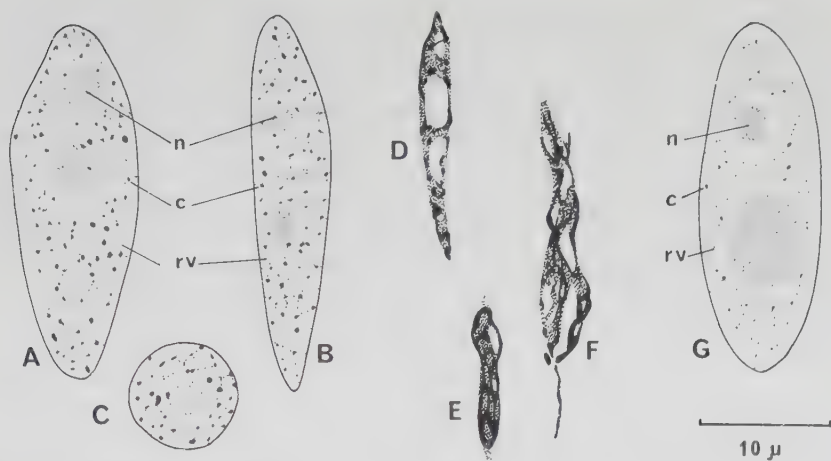


FIG. 2. — Noyaux des cellules cambiales et de leurs dérivées (Helly; Feulgen, vert lumière). **A** et **B** : noyaux d'initiales fusiformes; **C** : noyau d'initiale radiale; **D** à **F** : dégénérescence pycnotique dans des cellules mères de tubes criblés; **G** : dégénérescence par déchromatinisation dans la cellule mère d'un vaisseau. *c* : grains de chromatine; *n* : nucléoles; *rv* : réseau accentué par le vert lumière.

2° Variations saisonnières de la taille des nucléoles.

Les nucléoles des cellules cambiales montrent une augmentation sensible de leur diamètre au printemps, en période de prolifération. En raison du nombre variable des nucléoles dans les noyaux, nous avons choisi d'effectuer nos mesures sur des noyaux à trois nucléoles pour les initiales fusiformes et sur des noyaux à un seul nucléole pour les initiales radiales. Ainsi, nous pouvons comparer de façon satisfaisante les résultats obtenus à différentes époques de l'année. Ces mesures ont en général été faites sur du matériel fixé au liquide de Regaud et coloré par de l'hématoxyline. Cette technique est censée conserver à peu près les dimensions réelles des nucléoles. Dans certains cas favorables, nous avons pu mesurer directement sur le vivant le diamètre des nucléoles. Les nombres obtenus de ces deux manières concordent dans leur ensemble, mais les valeurs des diamètres prises sur le vivant sont plutôt plus élevées : il se produit donc une légère rétraction lors de la fixation, même par le mélange de Regaud, ce qui se traduit par une auréole incolore autour des nucléoles. De toute façon, les divergences ne sont pas très importantes, comme en témoigne le tableau I ci-joint où sont consignés nos résultats. Dans l'ensemble, les nucléoles ont un diamètre plus élevé en mars, avril, mai, période de prolifération cambiale, qu'entre octobre et février, ce qui est une époque de repos de la zone génératrice. Au printemps, le diamètre nucléolaire atteint 3 à 3,5 μ pour les initiales longues et 2,5 μ pour les initiales courtes. En automne et en hiver, le diamètre maximal ne dépasse pas

TABLEAU I. — DIMENSIONS DES NUCLÉOLES DANS LES CELLULES CAMBIALES

MOIS	JANV.	FÉVR.	MARS	AVRIL	MAI	AOÛT	OCT.	NOV.
INITIALES FUSIFORMES :								
1 ^{er} nucléole	2	2	3,5 2*	3 3,5*	2	2	2	2
2 ^e nucléole	2	2	2 2*	2,5 3*	2	1,5	2	2
3 ^e nucléole	1	1	1,5 1,8*	1,5 2,5*	2	1,5	1	1
INITIALES RADIALES :								
Nucléole unique ...	1	1,5	1,5	2,5	2,5	1,5	1	1

Les chiffres donnés dans ce tableau correspondent aux valeurs maximales observées pour le diamètre des nucléoles, valeurs exprimées en microns. Toutes ces mesures ont été faites sur du matériel fixé au liquide de Regaud et coloré à l'hématoxyline, sauf pour celles de la seconde colonne des mois de mars et d'avril (nombres avec astérisque) qui ont été effectuées sur le vivant.

2 μ pour les premières et 1 à 1,5 μ pour les secondes. L'augmentation moyenne de rayon est donc de plus de 50 %, c'est-à-dire que le volume nucléolaire fait plus que doubler entre la période de repos et celle d'activité prolifératrice.

II. — VARIATIONS ANNUELLES DE LA TENEUR EN ARN CYTOPLASMIQUES

La technique de Brachet, destinée à mettre en évidence les ARN du cytoplasme, donne des résultats moins nets pour la zone cambiale que pour les apex de tiges et de racines pour lesquels elle avait servi jusqu'ici. Les cellules cambiales, très vacuolisées, se colorent moins intensément avec la pyronine que les cellules méristématiques apicales. Mais en prolongeant jusqu'à une heure la durée de séjour dans le réactif, on obtient une coloration suffisamment nette. Les coupes sont assez difficiles à interpréter et il faut comparer soigneusement les témoins (Pl. I, fig. 2) (1) avec le matériel ayant subi l'action de la ribonucléase (Pl. I, fig. 1) pour localiser les ARN : en effet, les tanins prennent avec la pyronine une teinte rouge foncé, tandis que le bois et les fibres se colorent en rouge violacé; les ARN ont une couleur rose plus ou moins foncé, plus claire que celle des tanins. Malheureusement, ces différences de valeur sont difficilement visibles sur des photographies en noir.

Pendant l'automne et l'hiver, d'août à la fin de mars, la technique

(1) Voir les planches I à XX, p. 457.

de Brachet montre qu'il n'y a guère de différences entre la teneur en ARN du cambium et celle du parenchyme libérien récent : les deux régions apparaissent colorées en rose très pâle et souvent les cellules compagnes sont plus foncées que la zone cambiale (Pl. I, fig. 2). Au contraire, à partir du début d'avril, les coupes (Pl. I, fig. 3) laissent voir une bande assez large de cellules rose vif, tranchant sur les tissus encore jeunes mais moins riches en ARN, qui l'encadrent de part et d'autre : une zone cambiale plus méristématique se dessine ainsi nettement entre le phloème et le xylème en voie de différenciation. En mai et en juin, les mêmes caractères se retrouvent, mais le contraste est moins accentué en juin (Pl. I, fig. 4). Dès juillet, la coloration pâlit dans la zone cambiale et, en août, la teneur en ARN a très sensiblement diminué.

Il y a donc un parallélisme étroit entre les variations saisonnières des ARN nucléolaires et des ARN cytoplasmiques. Les unes et les autres augmentent en période de prolifération et diminuent lorsque l'activité génératrice devient moins importante. Nous retrouverons des phénomènes analogues dans les apex, surtout au niveau du méristème médullaire.

Définition du terme « cambium ». — La technique de BRACHET permet donc de distinguer, dans la tige, une zone plus méristématique dont les cellules sont colorées à peu près uniformément par la pyronine et se ressemblent morphologiquement : leurs membranes sont minces et l'épaisseur de ces cellules plates varie de 2 à 4 μ . De part et d'autre de cette région, les cellules qui en dérivent ont une teinte plus pâle, leur largeur est normalement supérieure à 3,5 μ . C'est cette zone méristématique que nous appellerons désormais « cambium » ou « zone cambiale » ou « zone génératrice ». En période de repos, le cambium, moins riche en ARN, ne tranche pas aussi bien sur les cellules voisines, mais les critères d'épaisseur relative des cellules et de leurs membranes sont toujours valables.

Il est donc toujours possible de localiser le cambium sur les coupes traitées par le vert de méthyle et la pyronine, ce qui nous a fourni le repère fixe indispensable pour pouvoir effectuer des relevés de mitoses et ainsi comparer le comportement de la zone génératrice et celui des tissus qui en dérivent.

III. — L'ACTIVITÉ CAMBIALE ET SES VARIATIONS SAISONNIÈRES

1° Méthodes d'étude.

La périodicité de la fonction génératrice du cambium est connue depuis fort longtemps, mais les techniques utilisées jusqu'ici, par exemple le dendrographe ou l'arrachage de l'écorce, sont très indirectes et ne permettent pas en particulier de connaître les modalités exactes de l'arrêt ou de la reprise des mitoses. Chez le Sycomore justement, l'activité cambiale a déjà été étudiée par COCKERHAM en 1930, soit à l'aide de coupes épaisses, soit par la méthode d'arrachage de l'écorce (*strip-method*) qui se base sur le fait suivant : en période d'intense prolifération, les parois des cellules de la zone génératrice restent très fines et fragiles; par conséquent, si l'on essaie d'arracher l'écorce, celle-ci glisse facilement sur le bois au niveau du cambium. En période de repos, lorsque les membranes des cellules sont épaisses et résistantes, il est beaucoup plus difficile de séparer l'écorce du bois. En tant que technique destinée à repérer les mitoses, deux critiques peuvent être faites à la méthode de COCKERHAM : tout d'abord, si les divisions sont rares et éparses, l'écorce peut s'arracher difficilement, car le nombre des cellules à membranes minces reste petit par rapport à celui des cellules à membranes résistantes; d'autre part, le gonflement printannier des initiales cambiales, signalé pour la première fois par SWARBRICK (1927 et 1928), pourrait peut-être à lui seul faciliter le glissement de l'écorce sur le bois, sans que cela signifie pour autant que les mitoses aient recommencé. Cependant, les travaux de COCKERHAM sur le cambium d'*Acer pseudoplatanus* et d'ELLIOT (1935) sur le phloème de cette même espèce, complétés par WAREING en 1951 d'un point de vue physiologique, nous apportent des renseignements précieux sur la manière dont se propage la vague de prolifération depuis la base des bourgeons jusqu'à l'extrémité des racines. Pour suivre l'ensemble de ce phénomène, en effet, une technique indirecte, comme celle de l'arrachage de l'écorce, peut suffire. Nous avons voulu simplement compléter ces observations générales en essayant de préciser la manière exacte dont se fait la reprise ou l'arrêt des mitoses dans le cambium et dans les tissus voisins, ainsi qu'en comparant l'activité prolifératrice dans les branches et dans les bourgeons. Ce dernier désir nous a conduit à étudier surtout des rameaux jeunes, en général de 1 à 2 ans, d'autant plus que les observations de nos devanciers n'ont pas montré de différences profondes entre des branches d'âge divers.

Pour connaître de façon précise l'activité génératrice du cambium, nous avons tenté d'adapter à ce tissu la technique des relevés de

mitoses mise au point par BUVAT (1952 et 1955) et qui lui a permis, ainsi qu'à plusieurs de ses élèves, une étude fructueuse de la structure et du fonctionnement des apex. Une difficulté se présentait : celle de superposer exactement le cambium des relevés de coupes différentes afin d'obtenir une image d'ensemble. Il n'est pas question, dans le cas des tiges, de faire coïncider les mitoses qui se retrouvent sur deux coupes successives comme on le fait pour les apex : les cellules sont bien trop grandes, les coupes sont bien trop épaisses et les mitoses d'une même coupe souvent trop éloignées l'une de l'autre pour être simultanément dans le champ du microscope. Heureusement, la coloration au vert de méthyle-pyronine permet de localiser facilement la zone cambiale en période de prolifération. A ce moment, nous avons donc simplement superposé les relevés soit de coupes radiales, soit de coupes transversales, en faisant coïncider aussi exactement que possible leurs zones cambiales. Aux périodes de très faible activité, le cambium est moins nettement coloré, mais à ces époques, le xylème est totalement différencié et nous avons, à ce moment-là, superposé les limites du xylème sur les divers relevés. Ces deux procédés sont moins rigoureux que celui qui est utilisé pour les apex, mais, en pratique, la marge d'erreur est faible.

Pour pouvoir comparer la fréquence des mitoses aux diverses époques de l'année, nous avons d'abord pris soin de toujours fixer nos échantillons vers la même heure, c'est-à-dire aux environs de 9 heures du matin. Il a été montré, en effet, que c'est en général à ce moment-là que se produit le maximum journalier des divisions cellulaires. Nous avons espéré éliminer ainsi l'influence des variations nyctémérales du rythme mitotique.

D'autre part, il nous a fallu évaluer le nombre d'initiales radiales ou fusiformes examinées afin de déterminer le pourcentage des cellules en voie de division. Nous avons utilisé pour ces mesures des coupes sériées de secteurs de tiges de 10 μ d'épaisseur. Les initiales radiales ont en moyenne une dizaine de μ de hauteur et nous n'avions donc qu'à compter les initiales courtes visibles sur chaque coupe et à multiplier le résultat par le nombre de coupes (300 en principe pour chaque série) pour avoir le nombre total d'initiales courtes repérées. Les initiales fusiformes ont en moyenne 320 μ de hauteur; nous recoupons donc chacune d'elles 32 fois environ en pratiquant des coupes à 10 μ . Le nombre exact d'initiales longues examinées est donc égal à :

$$\frac{\text{nombre moyen d'initiales par coupe} \times \text{nombre de coupes}}{32}$$

Une difficulté s'est présentée cependant : il est relativement rapide d'évaluer le nombre de rangées radiales de cellules sur une coupe donnée, au niveau du cambium et de ses dérivées, mais il est bien plus long et délicat de compter le nombre exact de cellules qui se trouvent dans la zone cambiale, dans les dérivées phloémiennes ou xylémiennes et dans le phloème jeune, car l'épaisseur de ces différentes régions

varie de façon considérable d'une rangée radiale à une autre. Afin de ne pas perdre un temps considérable dans un comptage extrêmement fastidieux, nous nous sommes contentée de dénombrer les files radiales observées et d'évaluer le pourcentage des mitoses par rapport au nombre de rangées radiales de cellules et non par rapport au nombre total de ces cellules. Cette manière d'opérer permet encore de comparer entre elles, au point de vue de l'activité mitotique, les différentes régions où se font des divisions : cambium, dérivées cambiales, phloème jeune. Ce n'est que pour comparer exactement l'activité respective des initiales radiales et fusiformes que nous avons chiffré le nombre total des cellules initiales et de leurs mitoses à l'intérieur de la zone cambiale.

Nous avons essayé par cette double approche : relevés de mitoses et fréquence des divisions, d'analyser avec le plus de précision possible les variations saisonnières de l'activité cambiale ainsi que les diverses manières dont s'effectuent les divisions des initiales. La répartition de ces mitoses à l'intérieur de la zone cambiale suggère effectivement une interprétation du fonctionnement générateur du cambium.

2° Variations saisonnières de l'activité cambiale.

Avant toute chose, il faut souligner que l'activité cambiale, comme tous les autres phénomènes saisonniers, subit l'influence des conditions extérieures, particulièrement de la précocité plus ou moins grande du printemps, et qu'elle n'est pas forcément identique pour des arbres différents, ni pour les divers rameaux d'un arbre donné, même si ces rameaux ont le même âge, le même nombre de feuilles et sont situés à la même hauteur au-dessus du sol. Nos résultats ne prétendent donc pas à une rigueur absolue; il peut se trouver des branches dont le comportement soit différent de celui que nous décrivons, soit que leur période d'activité soit plus ou moins longue, plus ou moins précoce, soit que le rythme des divisions soit plus ou moins grand, mais, dans l'ensemble, l'allure du phénomène sera la même.

Nos observations sur coupes transversales se trouvent résumées par le tableau II. Ces observations ont porté essentiellement sur le troisième entrenœud de tiges d'un ou deux ans. Dans chaque cas, nous avons noté l'état des points végétatifs terminaux correspondant au rameau étudié, puis l'épaisseur en microns de la zone cambiale (2° et 3° colonnes). Nous avons, d'autre part, été obligée de séparer les initiales radiales et leurs dérivées (cellules du « système horizontal ») des initiales fusiformes et de leurs dérivées (cellules du « système vertical »), car leur comportement n'est pas identique. Pour chacune de ces catégories, nous avons indiqué le nombre moyen d'assises de la zone cambiale (4° et 10° colonnes) et le nombre total de rangées examinées (5° et 11° colonnes). Puis nous avons évalué la fréquence des

mitoses en calculant le pourcentage du nombre total de divisions par rapport au nombre de files radiales de cellules (6^e et 12^e colonnes). Pour préciser la signification de ces derniers chiffres, nous avons porté respectivement, dans les colonnes 7, 8, 9 et 13, 14, 15 le pourcentage de ces mitoses soit dans le cambium, soit dans ses dérivées vers le phloème ou vers le xylème, pourcentage toujours exprimé par rapport au nombre de rangées radiales.

Les résultats de nos observations effectuées sur des coupes transversales nous ont permis également de tracer des courbes de fréquence de mitoses (fig. 5, 6 et 7). Quelques-unes des séries de coupes transversales nous ont servi pour établir des relevés de mitoses (fig. 3 et 4, D). Les autres relevés de mitoses (fig. 4, A, B, C) ont été obtenus par l'examen de coupes longitudinales radiales.

Le tableau II montre que depuis le mois d'octobre jusqu'à la fin de février, il ne nous a pas été possible de déceler une seule mitose sur plus de 12 500 files de cellules verticales et plus de 60 000 rayons, tandis que dans les bourgeons la période d'arrêt total des divisions est plus courte (fin décembre à fin février). Mais la reprise d'activité dans les rameaux suit de très près celle des points végétatifs. Pendant que les divisions se succèdent dans les apex à un rythme rapide, elles restent sporadiques dans les entrenœuds sous-jacents pendant la première quinzaine de mars (0,3 % au total). Durant cette période, les mitoses se localisent *exclusivement dans le phloème* peu différencié formé à la fin de la saison de croissance de l'année précédente. Elles ne se rencontrent *ni dans le cambium, ni dans les rayons*. C'est à ce stade que correspond le relevé de la figure 3, A. Ce sont là des mitoses de maturation du phloème : cloisonnements verticaux des cellules-mères des tubes criblés donnant naissance à ceux-ci et aux cellules compagnes ou divisions transversales des cellules-mères du parenchyme libérien.

À partir de la mi-mars en général, les cellules cambiales augmentent de volume et la largeur de la bande de 3 ou 4 cellules situées entre le bois d'automne, et le phloème en voie de différenciation passe de 10 à 15 μ . En même temps, les premières divisions apparaissent dans cette région aussi bien dans les initiales fusiformes qu'au niveau des rayons (fig. 3, B). Elles sont rares dans l'assise située contre le bois : les cellules y sont plus différenciées et évoluent directement soit en vaisseaux, soit en parenchyme vasculaire. Le rythme des mitoses augmente mais reste encore faible : 1 % dans la zone cambiale, 2 à 3 % au total. C'est le moment où l'écorce commence à se détacher facilement du bois ; ce glissement de l'écorce est donc postérieur à la reprise des mitoses dans la tige, mais il est à peu près simultané du renouveau de l'activité cambiale et du « gonflement » des initiales, du moins dans les rameaux de 1 ou 2 ans.

Puis le rythme des divisions augmente très rapidement et, au début d'avril, dès avant le débourrage des bourgeons, la zone cambiale est en pleine prolifération dans les entrenœuds sous-jacents au point végétatif. La fréquence des divisions atteint 10 % dans le cambium et près

TABLEAU II. — VARIATIONS DE LA FRÉQUENCE DES MIT

DATE	ETAT DU P. V.	EPAISSEUR DU CAMBIUM (en μ)	CELL.	
			Nombre moyen d'assises cambiales	Nom de fil
5 janvier.	0 mitose.	6 à 9	2-3	2 90
13 février.	0 mitose.	»	»	1 40
22 février.	Rares mitoses dans les ébauches.	»	»	1 63
27 février.	0 mitose.	»	»	1 30
1 ^{er} mars.	Mitoses dans les ébauches.	7 à 11	»	2 00
6 mars.	Mitoses dans tout l'apex.	»	»	2 20
10 mars.	Mitoses dans tout l'apex.	»	»	1 80
13 mars.	Formation de nouvelles feuilles.	»	»	3 55
24 mars.	»	11 à 18	3	2 35
9 avril.	»	15 à 22	6	2 20
4 mai.	»	11 à 18	4	1 35
19 mai.	Formation des écailles.	»	»	3
12 juin.	»	8 à 13	3-4	1 03
12 juillet.	Initiation des 1 ^{re} et 2 ^e paires de feuilles.	8 à 12	3	30
16 août.	Initiation des 3 ^e et 4 ^e paires de feuilles.	6 à 10	2-3	1 85
1 ^{er} septembre.	Mitoses persistantes.	»	»	1 20
18 septembre.	»	»	»	1 03
16 octobre.	»	6 à 9	»	2 03
13 novembre.	Mitoses dans les ébauches seulement.	»	»	1 15
11 décembre.	Rares mitoses dans les ébauches.	»	»	2 03

* Les valeurs plus élevées obtenues à la date du 1^{er} septembre sont dues à la p

LE CAMBIUM AU COURS DU CYCLE ANNUEL.

CELLULES VERTICALES				CELLULES HORIZONTALES					
% de mitoses				Nombre moyen d'assises cambiales	Nombre de files	% de mitoses			
Phloème	Cambium	Xylème	Total			Phloème	Cambium	Xylème	
				1	14 800	0			
				1	7 700	0			
				1	6 900	0			
				1	8 300	0			
0,3				1	12 600	0			
0,36				1	12 100	0			
0,27				1	10 000	0			
0,81	0,01			1	14 800	0,01		0,01	
1,2	1,2			1	13 050	0,23		0,23	
6,3	9,3	2,7		2-3	11 000	1,6	0,1	1,4	0,12
9,5	13	16		2	8 450	2,5	0,2	1,6	0,6
4	20	10		2	2 650	5	0,4	4	0,6
5,9	8,7	1,9		1-2	5 400	2,3	0,2	2	0,1
4,4	2,2	0,5		1	1 900	0,75	0,05	0,65	0,05
0,21				1	8 880	0			
0,9*	0,6*			1	7 000	0,09*		0,09*	
0,09				1	4 750	0			
				1	7 500	0			
				1	6 350	0			
				1	9 700	0			

ce d'un rameau très en retard dans le lot examiné.

de 20 % pour l'ensemble des tissus. Les relevés pratiqués à ce moment (fig. 4, A) montrent des mitoses dans toute l'épaisseur de la zone cambiale, ainsi qu'une nette prédominance de ces mitoses dans les dérivées phloémiennes des initiales fusiformes par rapport aux dérivées xylémiennes. Elles y sont environ deux fois plus nombreuses que dans le xylème en voie de différenciation. A ce moment d'ailleurs, les cloisonnements cambiaux se font à un rythme plus rapide que celui de la différenciation des tissus jeunes; la zone cambiale augmente ainsi d'épaisseur et comprend de 4 à 10 assises de cellules fusiformes. Au niveau des rayons, le nombre des assises varie de 1 à 5 et les mitoses sont

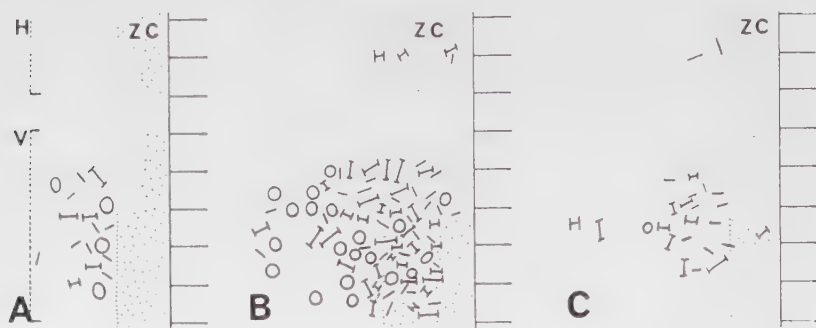


FIG. 3. — Trois relevés de mitoses effectués sur des coupes transversales en période de faible prolifération et portant chacun sur environ 5 000 files de cellules verticales (V, au bas) et 25 000 rangées radiales horizontales (H, au haut). Pour chaque relevé, au centre, en grisé, la zone cambiale (ZC); à gauche, en blanc, le phloème; à droite, en hachures, le xylème différencié. O : prophases; — : métaphases; H : anaphases ou télophases.

A : première quinzaine de mars; les mitoses sont localisées dans le phloème.

B : deuxième quinzaine de mars; les mitoses gagnent la zone cambiale.

C : 15 août-15 septembre; les mitoses sont de nouveau essentiellement localisées dans les dérivées phloémiennes.

N. B. : dans tous les dessins de coupes transversales ou radiales, le phloème est à gauche, le xylème à droite.

beaucoup plus nombreuses dans le cambium que dans les dérivées, bien qu'on puisse en rencontrer très loin, parfois enserrées entre deux vaisseaux (fig. 12, F et G).

L'intensité de l'activité prolifératrice du cambium augmente pendant tout le mois d'avril et, en mai, la fréquence des mitoses peut atteindre 20 % dans la zone cambiale et près de 40 % pour l'ensemble du cambium et des tissus qui en dérivent. Mais la différenciation se fait plus vite maintenant et la zone cambiale s'en trouve rétrécie. Elle ne comporte plus guère que 3 à 6 cellules en épaisseur. Le relevé de la figure 4, B effectué au début de mai manifeste un changement par rapport au mois d'avril : les mitoses se rencontrent toujours dans toute l'épaisseur de la zone cambiale, mais elles sont beaucoup plus nombreuses dans le xylème en cours d'évolution que dans le phloème

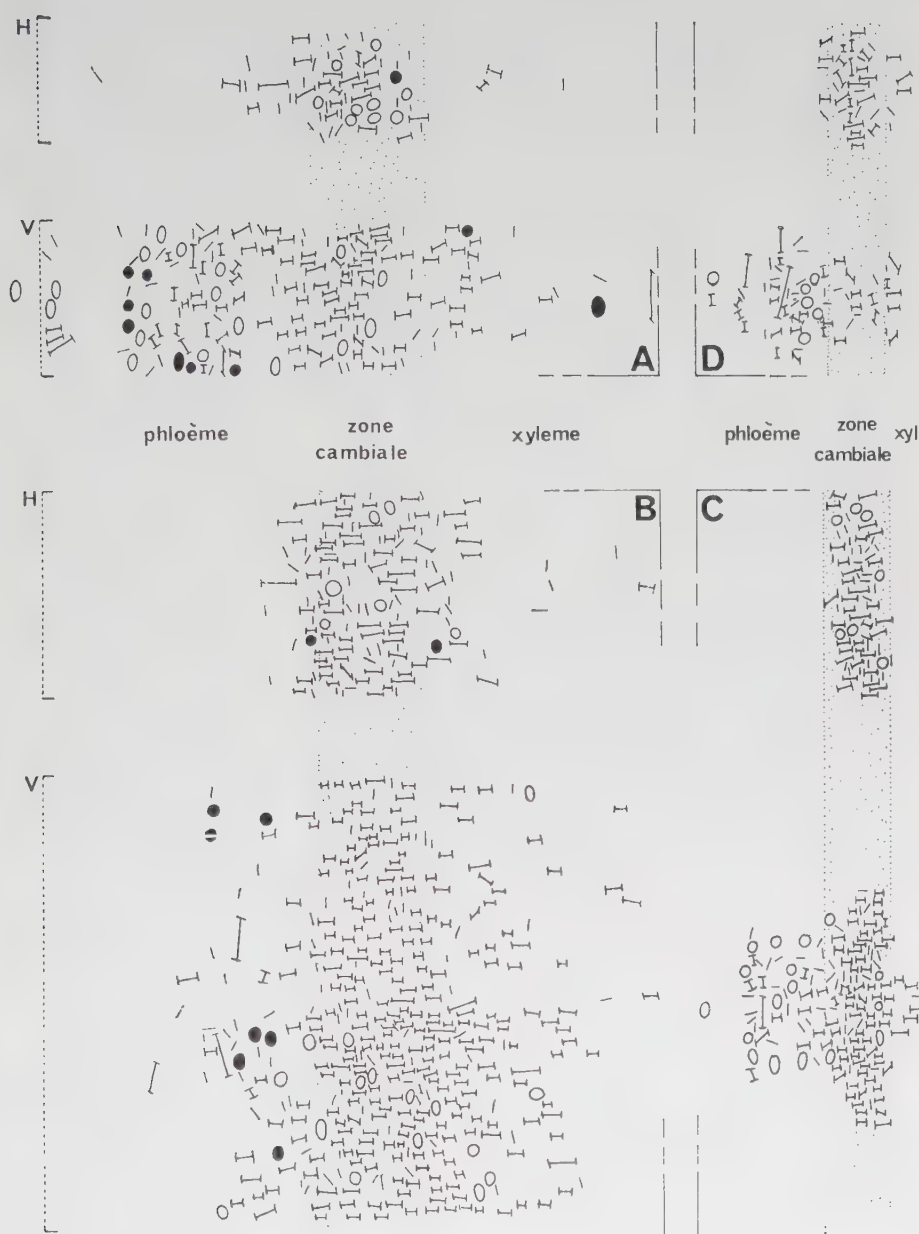


FIG. 4. — Quatre relevés de mitoses effectués sur des coupes radiales (A, B et C) ou transversales (D) en période d'intense prolifération. Chaque relevé intéresse 1 000 rangées de cellules verticales (V) et 5 000 files radiales horizontales (H) environ. Mêmes dispositions et mêmes légendes que figure 3. Les cercles noirs représentent des métaphases en vue polaire.

A : avril ; B : mai ; C : juin ; D : juillet.

jeune. A un maximum pour la formation de phloème succède un maximum pour le xylème. Cette période d'intense production de xylème dure environ un mois, puis elle se ralentit.

En juin, de nouveau, la production de phloème prend le pas sur celle du xylème (fig. 4, *C*). Tandis que le rythme des divisions augmente de nouveau dans les dérivées phloémiennes, il se ralentit dans le cambium comme dans les dérivées xylémiennes et, dans l'ensemble, il redevient sensiblement ce qu'il était au début d'avril. Dans les rayons, les cloisonnements se limitent alors presque uniquement aux 2 ou 3 initiales courtes qui, à ce niveau, constituent le cambium.

En juillet, les mêmes caractères se retrouvent (fig. 4, *D*), mais les mitoses sont partout beaucoup moins fréquentes : dans la zone cambiale, elles ne se rencontrent que dans 2 % des files radiales et elles deviennent rares dans le xylème jeune (0,5 %). C'est d'ailleurs la période de formation du bois dit « d'automne » : la lignification des dérivées cambiales est très précoce et, par là même, leurs possibilités de multiplication sont très réduites. Dès le mois d'août, dans la majorité des rameaux, les mitoses sont en général absentes au niveau des rayons et très rares ailleurs (0,2 % au total); au contraire, l'activité des bourgeons est encore grande puisque c'est le moment où s'initient la 3^e et la 4^e paire de feuilles du printemps suivant. Jusqu'à la fin de septembre, il persiste ainsi dans les tiges une activité très ralentie.

Le relevé *C* de la figure 3 correspond à la superposition des relevés d'août et de septembre : les mitoses sont exceptionnelles dans les rayons et rares dans les initiales fusiformes. Elles se rencontrent plus longtemps dans les dérivées phloémiennes, là où elles reprendront au printemps suivant. En octobre, les divisions ont totalement cessé dans les tiges jeunes, alors qu'elles persistent dans les bourgeons jusqu'en décembre. L'arrêt de l'activité prolifératrice dans le cambium et le phloème précède de peu la transformation automnale des vacuoles dans ces tissus.

L'ensemble de ces faits peut être résumé en traçant les courbes de fréquence des mitoses en fonction de la date. Pour plus de clarté, nous avons séparé les résultats concernant les initiales courtes et le parenchyme horizontal de ceux qui se rapportent aux cellules du système « vertical ». Dans chaque cas, nous avons indiqué en abscisses les mois et en ordonnées le pourcentage des mitoses observées par rapport au nombre total de files radiales de cellules examinées. Nous avons tracé trois courbes, chacune correspondant à l'une des colonnes du tableau II : elles représentent respectivement le cambium, le phloème ou le xylème en voie de différenciation. La figure 5 donne les courbes relatives aux initiales fusiformes et à leurs dérivées. Elle montre que, dans la zone cambiale, la durée de l'activité est assez réduite et ne dépasse guère six mois dont trois seulement (avril, mai, juin) de fonctionnement important; la période pendant laquelle se produisent des mitoses dans le xylème jeune est encore plus courte et les fréquences maximales sont à la fin d'avril et en mai; c'est dans le phloème indif-

férencié que commence l'activité prolifératrice et c'est là qu'elle s'éteint après avoir présenté deux maximums, l'un vers la deuxième quinzaine d'avril, l'autre en juin; chacun de ces maximums est d'ailleurs inférieur à l'unique maximum du xylème. Nous retrouvons là, par

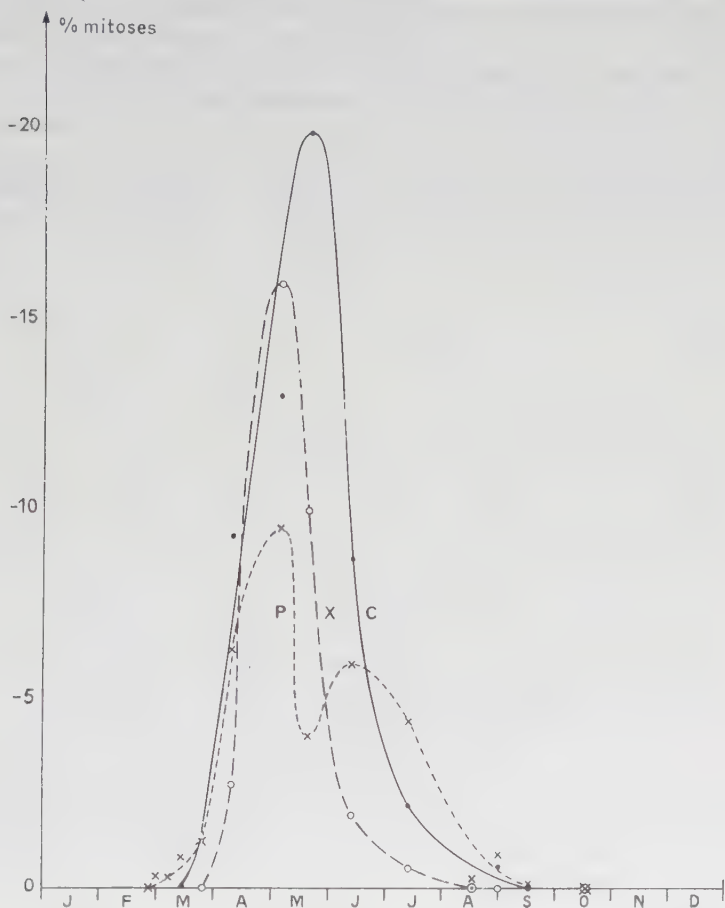


FIG. 5. — Variations de la fréquence des mitoses dans les cellules fusiformes et dans leurs dérivées. En abscisses, les mois; en ordonnées, le pourcentage des mitoses par rapport au nombre de *files radiales de cellules* (pour plus de précisions, voir le texte). La courbe en trait continu correspond aux cellules fusiformes (C), celle en trait discontinu au phloème (P) et celle en tirets au xylème (X).

une méthode totalement différente, les deux périodes de formation du phloème déjà observées par COCKERHAM et par ELLIOT.

Les courbes de la figure 6 illustrent le comportement, assez différent, des cellules du système « horizontal ». La grande majorité des mitoses se localisent dans la zone cambiale, avec un maximum entre avril et juin, comme pour les initiales fusiformes. La durée d'activité des initiales courtes n'excède pas six mois (mars-août) et la période où se

rencontrent des divisions dans le parenchyme horizontal en cours de différenciation est encore plus brève (fin mars - mi-juillet). Dans ces cellules, d'autre part, l'activité prolifératrice est toujours faible : elle présente cependant un léger maximum en mai. A ce point de vue, il n'y a pas de différences sensibles entre les cellules qui donneront du parenchyme ligneux et celles qui se transformeront en parenchyme libérien. Les jeunes cellules des rayons parviennent à leur maturité sans presque se recloisonner, en s'allongeant simplement dans le sens radial, et ce caractère contraste avec l'évolution des dérivées des initiales fusiformes.

Il est plus difficile de comparer les initiales courtes et les initiales fusiformes entre elles. Les courbes tracées sous l'étiquette « cambium »

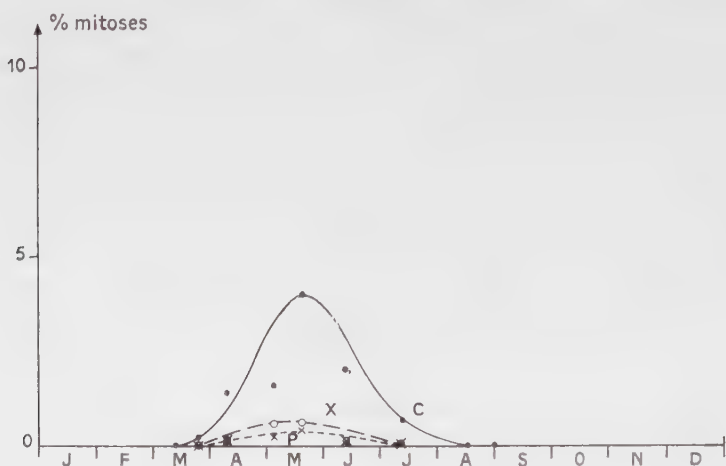


FIG. 6. — Variations de la fréquence des mitoses dans les cellules radiales. En abscisses, les mois; en ordonnées, le pourcentage des divisions par rapport au nombre de rangées radiales de cellules. La courbe en trait continu correspond aux initiales radiales (C), celle en trait discontinu au parenchyme phloémien horizontal (P) et celle en tirets au parenchyme ligneux horizontal (X).

dans les figures 5 et 6 représentent l'activité mitotique totale d'une zone cambiale pluristratifiée. Comme le nombre d'assises est toujours moindre au niveau des rayons, pour préciser le comportement des deux sortes d'initiales, il faut évaluer le nombre de cellules de la zone cambiale et tracer les courbes de pourcentage des mitoses, non plus par rapport au nombre de files radiales de cellules, mais par rapport au nombre d'initiales de chaque catégorie. Le résultat ne peut être qu'approximatif, car le nombre d'assises n'est pas constant pour les divers points de la circonférence cambiale, et il nous faut prendre une valeur moyenne. Cependant, nous avons tracé les courbes de variations pour les deux sortes d'initiales (fig. 7) : on voit que les initiales fusiformes se divisent deux à trois fois plus que les initiales radiales et que la durée de leur fonctionnement saisonnier est à peu près identique. Dans

son ensemble, l'activité prolifératrice dans les tiges est limitée dans le temps et contraste ainsi avec celle des bourgeons qui ne s'interrompt vraiment que pendant deux mois à peine.

En comparant nos résultats avec les travaux antérieurs de COCKERHAM (1930) et d'ELLIOT (1935) sur le même matériel, nous constatons certaines divergences. Le tableau III met en parallèle nos observations et celles de chacun de ces auteurs. D'une manière générale, il ne faut pas attacher trop d'importance aux dates exactes d'arrêt ou de reprise d'activité en raison des différences géographiques et climatiques qui existent entre Leeds et Paris. Ce qui est intéressant est l'ordre des phénomènes tels qu'ils se succèdent au cours de la belle saison dans les tiges de Sycomore.

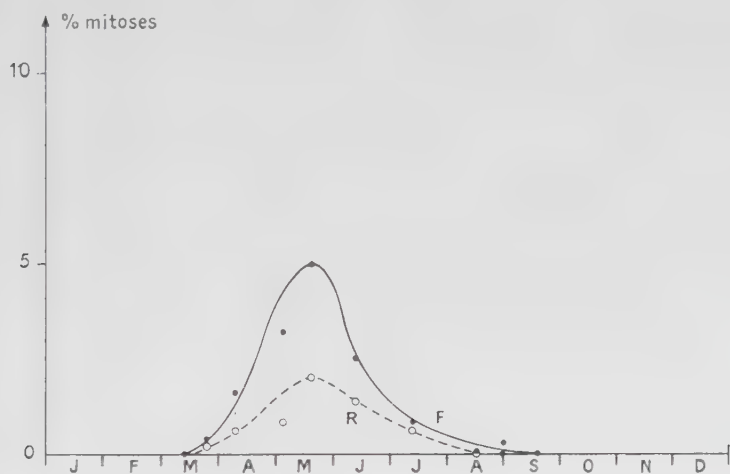


FIG. 7. — Variations de la fréquence des mitoses dans les deux catégories d'initiales. En abscisses, les mois; en ordonnées, le pourcentage des mitoses par rapport au nombre de cellules initiales. En trait continu, la courbe correspondant aux initiales fusiformes (F), en trait discontinu, celle qui correspond aux initiales radiales (R).

Pour COCKERHAM, le gonflement du cambium précède de plus d'un mois sa reprise d'activité. Nous-même observons bien un décalage de 15 jours environ entre ce gonflement et la période de pleine activité, mais dans les rameaux jeunes, les premières mitoses cambiales sont simultanées de l'accroissement en volume des initiales. Il est possible que, dans les branches plus âgées, un certain temps de latence existe entre ces deux phénomènes. En effet, en mars, les valeurs de la pression osmotique ne présentent entre les rameaux de 1 an et ceux de 5 ans que des différences de l'ordre de 10 %, ce qui ne dépasse pas l'ordre de grandeur des variations individuelles des cellules situées à un même niveau de la tige, et cependant, l'activité cambiale est sensiblement en retard dans les branches de 5 ans. Le gonflement des cellules est vraisemblablement lié à la montée de la sève au printemps et

TABLEAU III. — TABLEAU COMPARATIF DE L'ACTIVITÉ CAMBIALE CHEZ LE SYCOMORE

	D'APRÈS COCKERHAM	D'APRÈS ELLIOT	D'APRÈS NOS OBSERVATIONS
	Conflémeut du cambium.		
Mars.	Première période de différenciation du phloème; elle est avancée quand commence le départ visible des bourgeons.		Reprises des divisions dans le phloème. Gonflement des cellules cambiales. Reprise des divisions dans le cambium.
Avril.	Avant la reprise d'activité du cambium, différenciation des premiers éléments du xylème à partir de cellules formées à l'automne précédent.	Différenciation des tubes criblés de printemps dans la couche indifférenciée de cellules formées à l'automne précédent. Aucune division cambiale avant que les tubes criblés ne soient différenciés.	Différenciation des premiers vaisseaux. Formation de cribles dans les cellules provenant de dérivées de l'année précédente. <i>Débouillage.</i>
Mai.		Premières divisions cambiales vers le xylème.	Formation de phloème importante par rapport à celle du xylème.
Jun.	Activité cambiale. Formation du xylème. Différenciation lente et continue du phloème.	Formation du xylème. Aucun nouveau tissu n'est ajouté au phloème.	Prépondérance de la formation du xylème sur celle du phloème.
Juillet.		Reprise des divisions cambiales vers le phloème (phloème d'automne).	Ralentissement marqué de la production du xylème. Prépondérance de la formation de phloème.
Août.	Arrêt des divisions cambiales. Différenciation du bois d'été.	Formation du phloème d'automne.	Arrêt des divisions cambiales vers le xylème.
Septembre.	Deuxième période de différenciation du phloème (maximum en septembre).		Différenciation du bois d'été et du phloème d'été.
Octobre.	Arrêt de la différenciation du phloème.	Arrêt de la différenciation du phloème. Il reste une bande de cellules non différenciées entre le cambium et le phloème.	Arrêt complet des divisions cambiales. Arrêt des divisions dans le phloème.

Formation du phloème d'été.

Formation du phloème et du xylème de printemps.

Différenciation du bois d'été.

peut être presque simultané dans tout l'arbre, tandis que la reprise des divisions est sous la dépendance des auxines qui diffusent vers le bas à partir des bourgeons, et le cheminement de ces auxines est particulièrement lent chez les espèces dont le bois est à pores diffus comme le Sycomore. De plus, il était difficile à COCKERHAM, avec les techniques peu précises qu'il utilisait, de saisir le moment des premières ou des dernières mitoses de la saison qui sont très sporadiques au niveau du cambium. C'est là sans doute la raison pour laquelle cet auteur pense que l'arrêt des divisions cambiales précède la différenciation du bois « d'automne », alors que nous distinguons encore des mitoses dans la zone génératrice lorsque le bois d'été est pratiquement formé dans sa totalité. Par ailleurs, nous sommes en accord avec COCKERHAM en ce qui concerne l'existence de deux périodes de formation du phloème débordant la durée de prolifération cambiale, ces deux maximums étant séparés par une époque de différenciation lente, mais continue, du phloème. Au contraire, pour ELLIOT, le phloème printanier, pourvu d'une seule cellule-compagne par tube criblé, se constituerait uniquement aux dépens des dérivées cambiales formées à l'automne précédent, et les premières divisions cambiales auraient lieu exclusivement vers le xylème; puis, pendant les deux mois que dure la production de bois, il n'y aurait aucune cellule ajoutée au phloème; à l'issue de cette période, le cambium cesserait de fonctionner vers le xylème et donnerait successivement du phloème d'automne à deux cellules-compagnes par tube criblé, puis des cellules indifférenciées. Nos observations ne permettent pas de séparer de manière aussi absolue la formation du phloème et celle du xylème. Le plus souvent, le cambium produit à la fois du xylème et du phloème, mais avec prédominance de l'un ou de l'autre.

3° Les divers types de divisions cambiales.

Les observations que nous venons de relater ne concernent que l'ensemble des mitoses dans le cambium. Mais à l'intérieur de cette zone, les cellules peuvent se diviser de trois manières différentes :

a) soit par des *cloisonnements périclinales*, ou tangentiels, c'est-à-dire parallèles à la surface de la tige;

b) soit par *cloisonnements anticlines*, c'est-à-dire perpendiculaires à la surface de la tige. Ces *cloisonnements* peuvent se produire dans des sens différents :

— les *cloisonnements anticlines transversaux* par rapport à l'axe de la tige permettent la formation d'initiales radiales aux dépens d'initiales fusiformes;

— les *cloisonnements anticlines sensu stricto* assurent l'accroissement en diamètre du cambium. Ils peuvent être plus ou moins obliques (pseudo-transversaux) ou bien longitudinaux (radiaux).

A. — LES CLOISONNEMENTS PÉRICLINES

Ces divisions sont de beaucoup les plus nombreuses, aussi bien dans les initiales fusiformes que dans les initiales radiales, comme on peut le constater sur les divers relevés; elles donnent directement

naissance aux tissus nouveaux. BAILEY (1919 et 1920 *b*) a décrit ce type de cloisonnement dans le cambium de plusieurs espèces, en particulier le *Robinia pseudacacia* et le *Pinus strobus* : la très grande longueur des cellules fusiformes donne à leurs mitoses des caractères tout à fait particuliers. Chez le Robinier, le cambium est stratifié, les initiales fusiformes relativement courtes (170 μ) et l'axe du fuseau des mitoses périclines est en général transversal. Au contraire, chez le Pin, le cambium n'est pas stratifié, les initiales fusiformes sont très longues (3 200 μ) et le fuseau a presque toujours une position oblique. Dans l'espèce qui nous intéresse, *Acer pseudo-platanus*, le cambium n'est pas

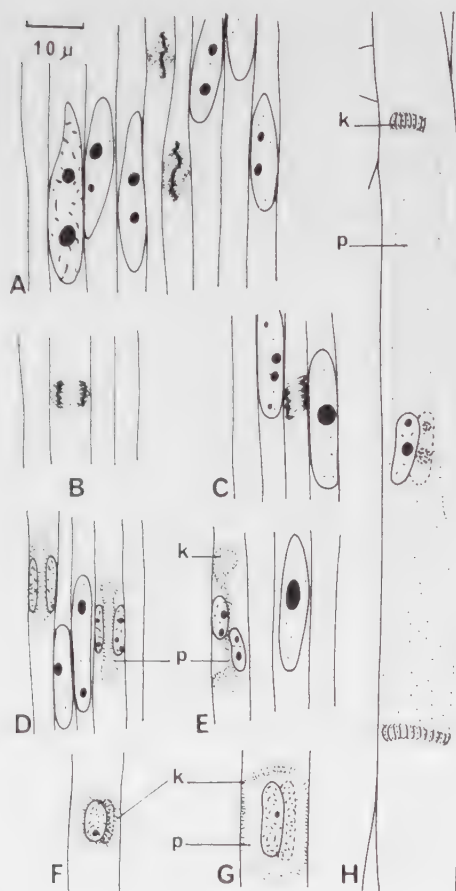


FIG. 8. — Différents aspects des divisions périclines des cellules fusiformes, soit en vue radiale (A à E), soit en vue tangentielle (F à H). p. : phragmoplaste; k. : kinoplasmosomes. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

stratifié mais les initiales fusiformes sont relativement courtes (320 μ en moyenne). Les fuseaux des divisions périclines sont en général transversaux, ou plus rarement obliques (fig. 8); c'est dire que le Sycomore présente des caractères intermédiaires entre ceux des deux espèces précédentes.

Le fait le plus remarquable dans les mitoses longitudinales du cambium est l'aspect et la grande durée de cheminement des phragmoplastes. Nous retrouvons, chez l'*Acer pseudoplatanus*, les figures décrites par BAILEY pour le Robinier et le Pin : le phragmoplaste s'étend

latéralement par addition de fibrilles périphériques que BAILEY nomme « kinoplasmosomes », tandis que les fibrilles disparaissent rapidement au centre, là où se forme la membrane. En section, le phragmoplaste se présente alors comme un fil terminé par deux houppes de fibrilles qui ressortent tout particulièrement en rouge lorsque l'on colore les cellules par la pyronine. Vu de face, le phragmoplaste des initiales fusi-

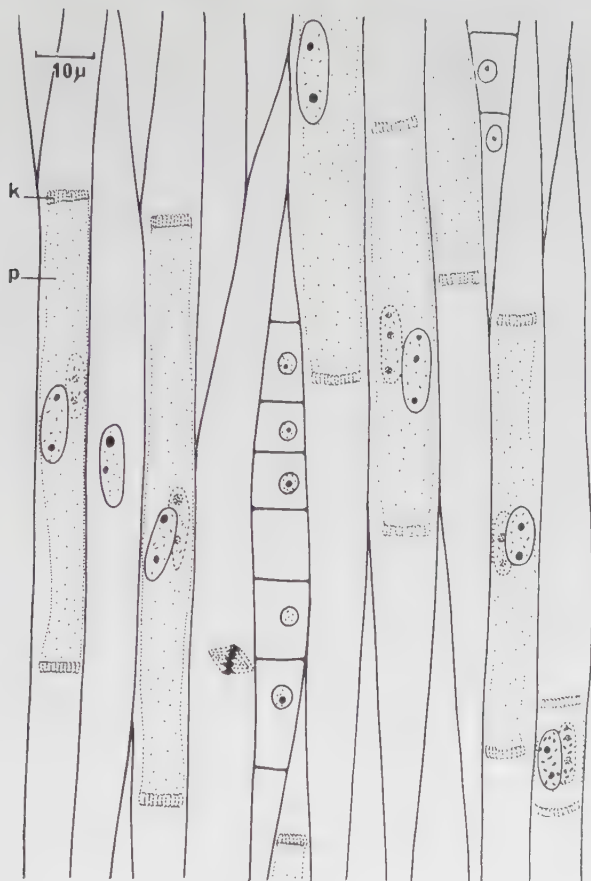


FIG. 9. — Portion de la zone cambiale en vue tangentielle, montrant des mitoses simultanées dans de nombreuses cellules fusiformes contiguës (mai). *ph.* : phragmoplaste; *k.* : kinoplasmosomes. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

formes de Sycomore s'accroît en passant par les différents stades décrits par BAILEY pour le Robinier : tout d'abord, il apparaît comme un disque, ensuite comme un halo entre les noyaux-fils; puis il se transforme en deux bandes parallèles, lorsqu'il atteint les parois cellulaires latérales. La membrane en cours de formation offre alors l'aspect d'un rectangle limité sur ses deux petits côtés par une bande épaisse constituée par des fibrilles, les kinoplasmosomes (fig. 8 et 9, *K*). La

grande longueur des cellules cambiales augmente beaucoup la durée des télophases et, par suite, leur importance par rapport aux autres phases de la division. WILSON (1964) compte 5 heures pour la mitose proprement dite et 19 heures pour le cheminement du phragmoplaste dans le cambium de *Pinus strobus*. Cette particularité explique le

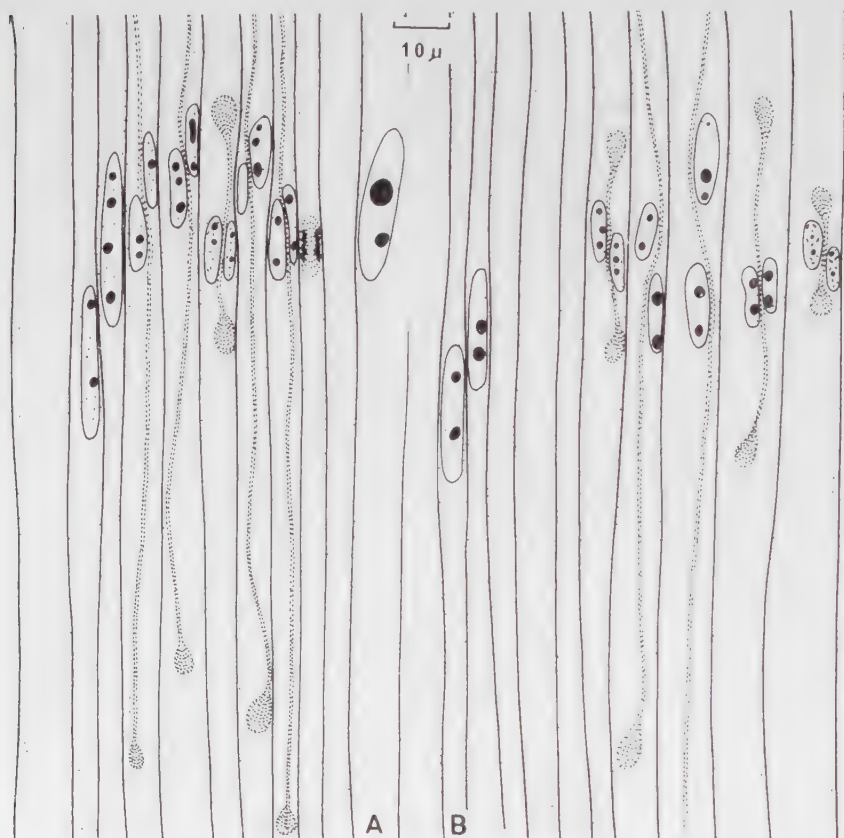


FIG. 10. — Coupes radiales dans le cambium et ses dérivées immédiates (mai), montrant des mitoses périclinales simultanées soit dans la zone cambiale (A), soit dans les dérivées xylémiennes (B). Les cellules cambiales, plus fortement colorées par la pyronine, sont représentées avec un pointillé plus dense. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

nombre très élevé de télophases que l'on observe sur les relevés de mitoses, surtout les relevés radiaux; sur les coupes radiales, en effet, les phragmoplastes indiquent encore l'emplacement de mitoses récentes lorsque les noyaux-fils ont presque repris un aspect interphasique. Ce caractère, joint à la grande fréquence des divisions cambiales, fait que l'on trouve souvent des plages comportant plusieurs cellules en largeur et en épaisseur, dont presque toutes sont en voie de division (fig. 9 et 10, A). Les dérivées des initiales fusiformes, surtout celles qui sont

situées vers le xylème, se recloisonnent également dans le sens péri-cline avant de se différencier complètement (fig. 10, *B*). On peut même rencontrer des divisions dans des cellules qui, par leur taille ou l'épaisseur de leurs membranes, semblent très différenciées : c'est le cas des mitoses de la figure 11, *E*. Les modalités des cloisonnements péri-clines sont identiques dans les initiales et dans leurs dérivées, et les phragmoplastes présentent les mêmes particularités.

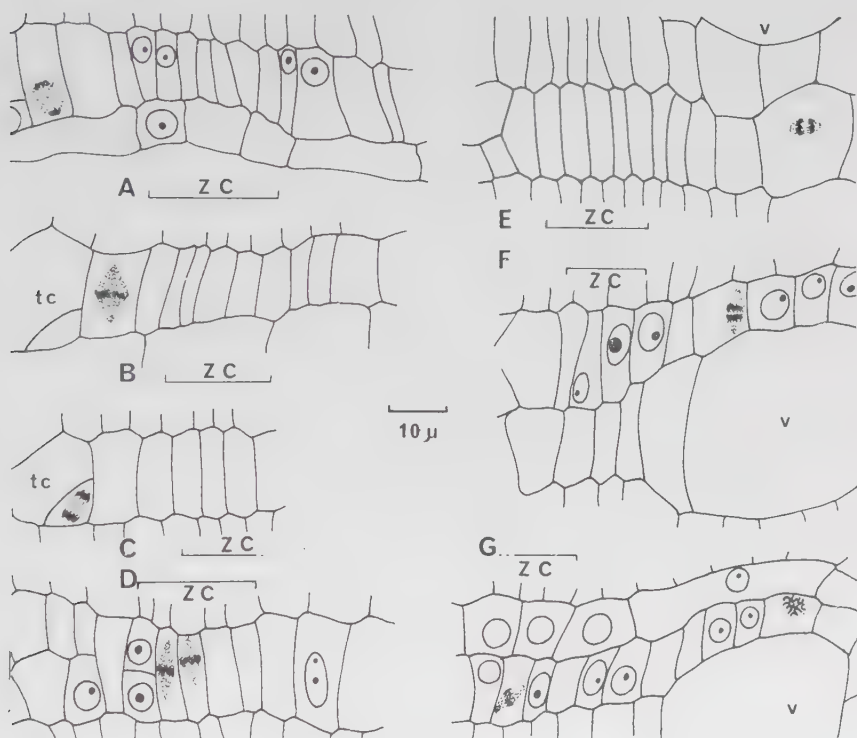


FIG. 11. — Coupes transversales de tiges (avril), montrant différents types de divisions dans les initiales fusiformes et leurs dérivées immédiates (à g., vers le phloème; à dr., vers le xylème). Z. C. : niveau de la zone cambiale; v : futur vaisseau; t. c. : futur tube criblé. A, B, C, D et F : mitoses anticlines; E : mitose péricline et G : mitose transversale dans deux dérivées xylémiennes déjà éloignées du cambium. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

Dans les initiales courtes des rayons, les mitoses se font de manière classique, car ces cellules sont presque isodiamétriques. Il semble se produire des alternances dans une même file radiale entre des périodes de divisions tangentielles et des périodes d'élongation radiale. Par exemple, la zone cambiale peut comporter soit une seule, soit 5 ou 6 cellules pour la même épaisseur de 30 μ (fig. 12, A, B et C et fig. 13). Comme pour les initiales fusiformes, on constate assez souvent le cloisonnement simultané de plusieurs initiales courtes au niveau d'un

même rayon (fig. 12, A et 13); mais le nombre de cellules qui se divisent ensemble est toujours moins grand que pour les initiales fusiformes, car le rythme des mitoses est plus faible au niveau du parenchyme horizontal et les télophases y ont une durée moindre. Il faut remarquer à ce propos que les statistiques de mitoses du tableau II, qui nous ont permis de tracer les courbes des figures 5 à 7, ont été faites sur des coupes transversales (cf. p. 264). Dans ce cas, la différence

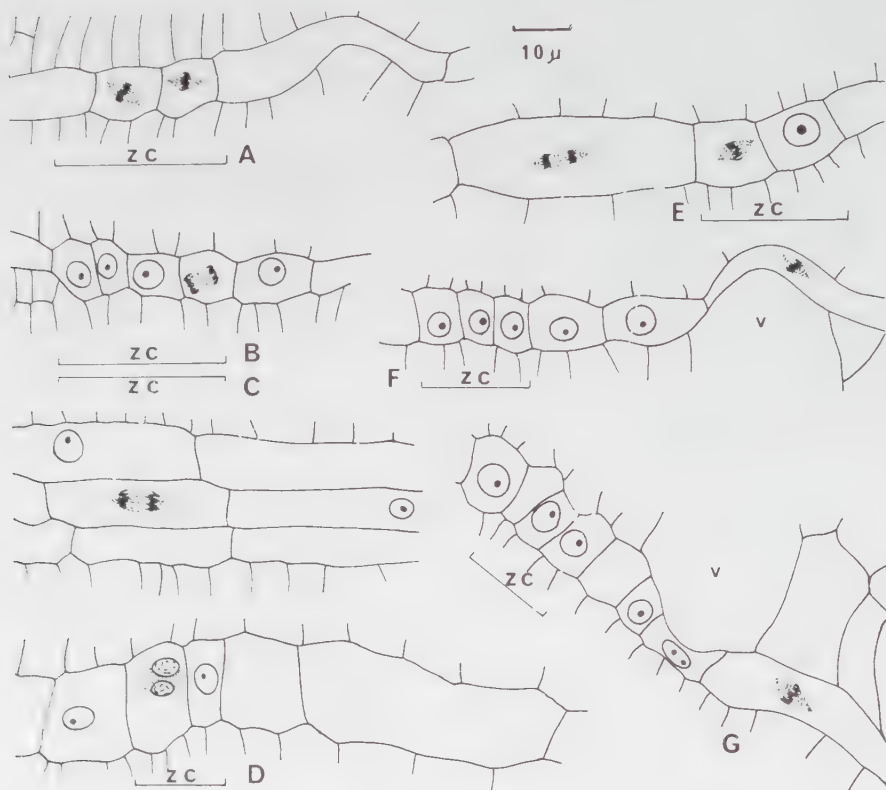


Fig. 12. — Coupes transversales montrant des divisions antielines (D) ou périlines dans les initiales radiales et leurs dérivées. Noter l'alternance entre les phases de divisions (A et B) et les phases d'allongement radial (C) des initiales courtes. Mêmes légendes que figure 11. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

sensible de longueur des télophases entre initiales radiales et initiales fusiformes n'intervient pratiquement pas et ne risque guère de fausser les résultats obtenus. En effet, en coupe transversale, il est impossible de reconnaître une fin de télophase à partir du moment où le phragmoplaste sépare les deux noyaux-fils (stade du « halo ») : jusque-là, la mitose a à peu près la même durée, que ce soit dans les initiales longues ou les initiales courtes. Le cheminement considérable du phragmoplaste qui allonge beaucoup la durée de la télophase dans les

initiales fusiformes n'est reconnaissable qu'en coupe longitudinale radiale ou tangentielle et n'influe sur le rapport des taux de divisions entre les deux sortes d'initiales que sur les relevés radiaux (fig. 4, A à C). Dans les dérivées des initiales courtes, les cloisonnements péri-clines sont assez rares, nous l'avons déjà remarqué : il n'y en a presque

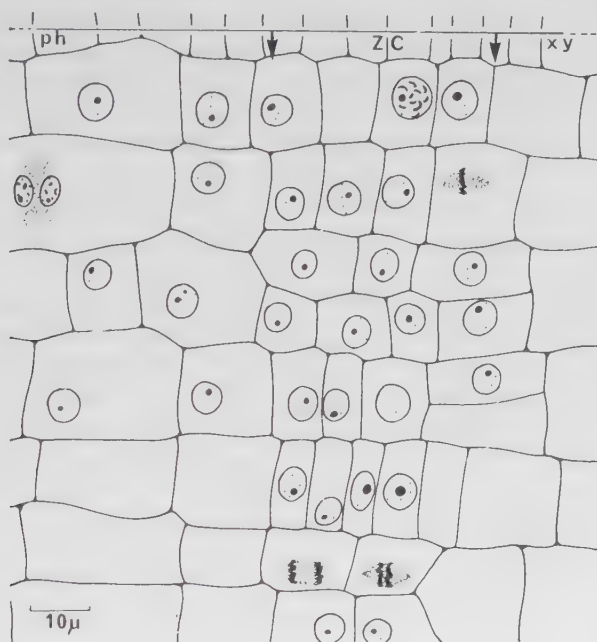


FIG. 13. — Portion de rayon en coupe radiale montrant différents cloisonnements dans les initiales courtes et leurs dérivées. *ph.* : phloème ; *xy.* : xylème ; *Z.C.* : zone cambiale. (FAA, vert de méthyle, pyronine.)

pas dans le jeune parenchyme libérien, car les cellules s'y chargent très rapidement de tanins (fig. 12, E et 13); du côté du xylème, les divisions sont peu fréquentes, mais en revanche, en avril et en mai, elles peuvent se rencontrer à une grande distance des initiales, la lignification étant très tardive (fig. 12, F, G).

B. — LES CLOISONNEMENTS ANTICLINES ET L'ACCROISSEMENT EN DIAMÈTRE DU CAMBIUM

Chez le Robinier, les initiales fusiformes peuvent se diviser longitudinalement aussi bien dans le sens anticline que dans le sens péricline; ce trait, commun à tous les cambiums étagés, détermine l'arrangement régulier, l'étagement des cellules. Le cambium s'élargit ainsi par augmentation du nombre de rangées d'initiales. Chez les Gymnospermes et les Dicotylédones à cambium non étagé, par contre, la division anti-

cline est presque transversale, « pseudo-transversale » disent les auteurs de langue anglaise, et les deux cellules-filles s'allongent ensuite parallèlement l'une à l'autre. Le cambium du Sycomore, comme dans le cas des divisions périclines, présente des caractères intermédiaires

entre ceux du Pin et du Robinier. Les phragmoplastes des mitoses anticlines sont rarement pseudo-transversaux et apparaissent le plus souvent comme obliques ou même très redressés (fig. 14, C), et les cloisons radiales récentes sont plus fréquemment presque verticales que presque horizontales (fig. 14, A et B). Il peut se produire des cloisonnements simultanés de plusieurs cellules cambiales appartenant à la même file radiale, comme le montre la figure 14, C où la cellule située juste au-dessous de l'initiale en division vient de subir un cloisonnement anticline; le phragmoplaste de la cellule supérieure est presque parallèle à la jeune membrane



FIG. 14. — Vue tangentielle d'initiales fusiformes où viennent de se produire des cloisonnements anticlines presque verticaux (A et B). En C, on voit le phragmoplaste de la cellule en cours de division cheminer presque parallèlement à la cloison radiale récemment formée dans la cellule sous-jacente et représentée par un trait discontinu. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

récemment formée dans la cellule inférieure. Cependant, nous n'avons jamais vu plus de 2 ou 3 cellules contiguës se diviser ainsi (fig. 11, D), alors qu'il est fréquent d'observer 4, 5 ou même 6 initiales d'une même rangée se cloisonnant ensemble de manière péricline. Ce fait a été remarqué également chez le *Thuya* par BANNAN (1955) qui ne s'explique pas pourquoi les mitoses pseudo-transversales dans le cambium de cette plante semblent se limiter à une seule assise cellulaire. Il se peut

que ceci soit simplement dû à la rareté relative des divisions anticlines par rapport aux périclinales : chez le *Thuya*, les cellules de « l'assise initiale » ne se diviseraient en moyenne de façon anticline qu'une fois tous les quatre ans; chez le Sycomore, la fréquence des divisions anticlines par rapport au nombre de files radiales de cellules ne dépasse jamais 1 % dans le cambium (tableau IV), tandis qu'elle approche de 20 % pour les cloisonnements tangentiels.

Dans les dérivées du cambium existent également des mitoses anticlines (fig. 11), mais elles sont nettement moins fréquentes dans les dérivées xylémiennes que dans celles vers le phloème (tableau IV). Dans ces dernières en effet, les cellules-compagnes dérivent par divisions anticlines des cellules-mères des tubes criblés (fig. 11, A, B, C). Des cloisonnements anticlines longitudinaux peuvent se rencontrer dans les initiales courtes (fig. 12, D et 16, A), tandis qu'il ne s'en produit pas dans leurs dérivées, qu'elles soient phloémiennes ou xylémiennes. Ces divisions anticlines des initiales radiales augmentent la largeur des rayons. Ce fait contredit l'affirmation d'ELLIOT pour qui les rayons se construisent graduellement à partir des initiales fusiformes et ne peuvent provenir de la division d'un rayon préexistant.

Cet élargissement des rayons intervient de manière très importante dans l'accroissement du diamètre cambial, particulièrement au cours des premières années de la branche, car c'est à ce moment que l'augmentation annuelle de la circonférence du cambium est la plus importante. Chez le Sycomore, cet accroissement peut facilement atteindre 50 à 60 % au cours de la deuxième année, mais il ne dépasse guère 20 % pendant la cinquième année.

TABLEAU IV. — FRÉQUENCE ABSOLUE DES MITOSES ANTICLINES
DANS DES RAMEAUX DE DEUX ANS

Pourcentage des mitoses anticlines observées
par rapport au nombre de files radiales examinées.

Mois	CELLULES VERTICALES			CELLULES HORIZONTALES		
	Phloème	Cambium	Xylème	Phloème	Cambium	Xylème
Mars	0,07 %	0,01 %		Pas de mitoses.		
Avril	1,6 %	0,15 %	0,3 %	0 %	0 %	0 %
Mai	1,2 %	0,66 %	1,2 %	0 %	0 %	0 %
Juin	2 %	1 %	0,1 %	0 %	0,008 %	0 %
Juillet	1,7 %	0,3 %	0 %	0 %	0,25 %	0 %
Août-Septembre	0,25 %	0,1 %		Pas de mitoses.		

Le rôle indiscutable joué par les initiales courtes dans ce phénomène ne doit pas faire oublier que les cloisonnements anticlines des initiales longues y contribuent largement.

Pour savoir quelle était la part de l'une et de l'autre sorte d'initiales, nous avons essayé d'évaluer le pourcentage des mitoses anticlines observées à divers moments de la période de croissance, et nos résultats se trouvent résumés par les tableaux IV et V où nous avons exprimé ce pourcentage, d'une part par rapport au nombre de rangées radiales de cellules examinées (fréquence absolue), et d'autre part par rapport au nombre total de mitoses (fréquence relative). Pour les initiales courtes, la fréquence absolue des mitoses anticlines est nulle en avril et en mai, faible en juin; elle devient maximale en juillet (0,25 %) juste avant que ne cessent les divisions dans cette catégorie de cellules. Pour les initiales fusiformes, le maximum se produit en juin (1 %) et les valeurs sont les plus faibles en début et en fin de saison. Quant à la fréquence relative, elle atteint sa plus grande valeur en fin de saison, en juillet pour les initiales courtes, en août et en septembre pour les initiales fusiformes; c'est une période de faible prolifération cellulaire, mais où 30 à 50 % des mitoses sont anticlines.

TABLEAU V. — FRÉQUENCE RELATIVE DES MITOSES ANTICLINES
DANS DES RAMEAUX DE DEUX ANS

Pourcentage des mitoses anticlines
par rapport au nombre total de mitoses observées.

Mois	CELLULES VERTICALES			CELLULES HORIZONTALES		
	Phloème	Cambium	Xylème	Phloème	Cambium	Xylème
Mars	15 %	?		Pas de mitoses.		
Avril	25 %	1,5 %	9 %	0 %	0 %	0 %
Mai	15 %	5 %	9 %	0 %	0 %	0 %
Juin	35 %	12 %	5 %	0 %	4 %	0 %
Juillet	36 %	16 %	0 %	0 %	38 %	0 %
Août-Septembre	55 %	57 %		Pas de mitoses.		

Nous retrouvons ici un caractère déjà observé chez de nombreuses Gymnospermes par BANNAN (1950, 1951 *b*, 1960) et par BANNAN et BAYLY (1956), ainsi que chez le Poirier par EVERT (1960 et 1961) : les divisions pseudo-transversales ou obliques sont plus abondantes dans la deuxième moitié de la saison de croissance, sauf chez les arbres qui poussent très vite, où l'on trouve des mitoses anticlines en aussi grand

nombre à peu près tout le temps. D'autre part, ces auteurs constatent que le nombre des cloisonnements radiaux des initiales est beaucoup plus élevé que ne le demande l'augmentation annuelle du diamètre cambial : il s'ensuit que des initiales se « perdent » ultérieurement, sans doute en se différenciant directement en xylème ou en phloème. Dans les rameaux en cours de deuxième année auxquels correspond le tableau IV, la fréquence des divisions anticlines observées est au maximum de 1 %, et ce taux ne semble pas trop élevé pour un accroissement du diamètre cambial de 50 à 60 %. 50 à 60 % des files d'initiales cambiales doivent ainsi se cloisonner une fois au cours de la belle saison, ce qui implique en moyenne une mitose anticline tous les deux jours pour 100 files radiales de cellules pendant les quatre mois où se fait l'essentiel de la croissance. Il ne semble donc pas y avoir, au cours de la deuxième année du rameau, une perte sensible d'initiales. Mais si le rythme des cloisonnements anticlines se maintient durant les années suivantes, il y aura forcément une perte d'initiales par différenciation, puisque l'accroissement relatif de la circonférence cambiale sera moindre. BANNAN (1960), à ce sujet, remarque que, dans les premières années de la croissance des Conifères, les divisions pseudo-transversales se font sur un rythme relativement rapide avec un taux élevé de cellules-filles survivantes. A mesure que la plante vieillit et que le rythme d'accroissement en diamètre s'abaisse, la fréquence des cloisonnements pseudo-transversaux diminue, mais moins vite, et la perte de cellules est alors plus considérable.

C. — LES CLOISONNEMENTS TRANSVERSAUX : PRODUCTION DE NOUVEAUX RAYONS

Il existe une autre cause de perte des initiales fusiformes : elles peuvent disparaître d'une autre manière, mais sans provoquer de changement du diamètre cambial. Ces cellules peuvent en effet se diviser transversalement pour donner naissance à des initiales radiales (fig. 15). Le plus souvent, d'ailleurs, la mitose ne se produit pas au milieu de la cellule, mais vers l'une des extrémités, et la cellule-fille la plus grande continue à fonctionner comme initiale longue, tandis que la plus petite évolue en initiale de rayon soit directement si elle est très courte en donnant un rayon unisériel unicellulaire, soit après plusieurs recloisonnements transversaux si elle est plus allongée; il se forme alors un rayon unisériel pluricellulaire. De telles divisions transversales peuvent également prendre place dans le cambium d'un rayon qui a déjà fonctionné pendant un certain temps (fig. 16, *B* à *D*).

De toute façon, les cloisonnements transversaux sont assez peu fréquents dans la zone cambiale, comme cela peut se voir sur les relevés radiaux (fig. 4, *A*, *B*, *C*) : leur taux se maintient entre 1 et 2 % pendant toute la durée de la croissance active.

Dans les dérivées cambiales vers le xylème, ce type de divisions est

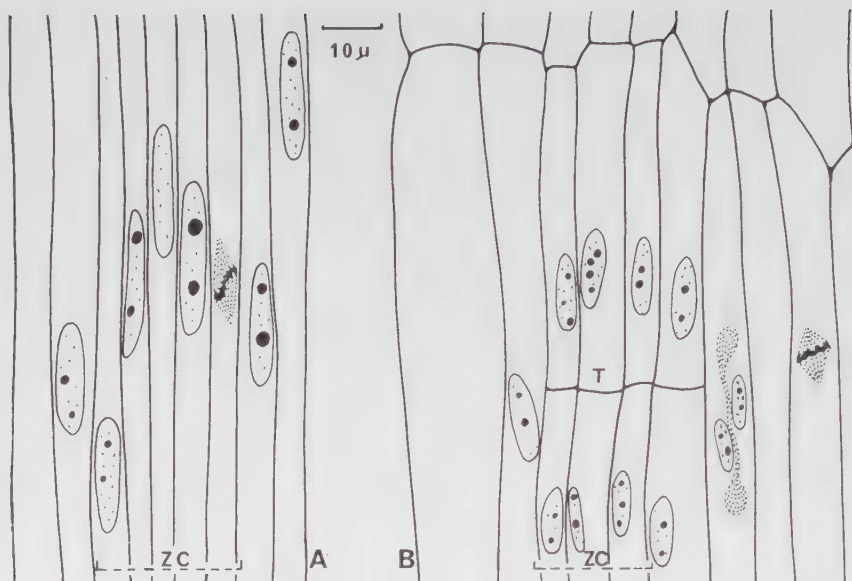


FIG. 15. — Cloisonnements transversaux dans la zone cambiale (Z.C.), en vue radiale. Le phloème est à gauche, le xylème à droite. Noter, en T, la trace de plusieurs divisions transversales récentes dans les cellules fusiformes. Une telle division se produit également dans une dérivée xylémienne. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

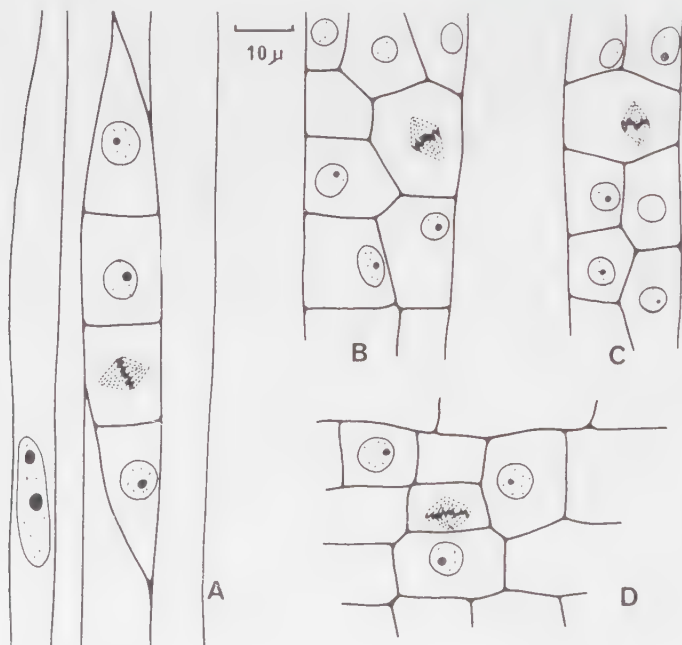


FIG. 16. — Cloisonnements anticlines (A), obliques (B) ou transversaux (C et D) dans des initiales radiales. A à C : vue tangentielle; D : vue radiale. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

aussi rare que dans la zone génératrice, car les cellules du parenchyme vasculaire et les fibres ne se recloisonnent guère dans le sens transversal au cours de leur évolution (fig. 17, *B*). Dans le phloème jeune, au contraire, les mitoses transversales sont assez nombreuses, au moins dans les cellules qui proviennent des initiales fusiformes, et constituent près du quart de l'ensemble des divisions de maturation du

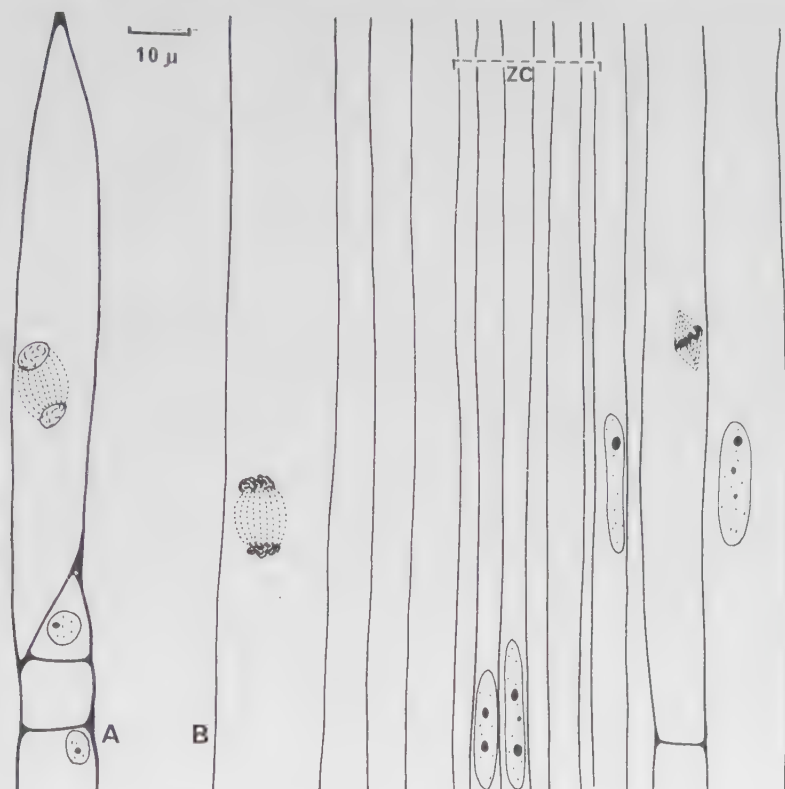


FIG. 17. — Divisions transversales dans les dérivées cambiales. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

A : mitose dans une cellule de phloème différencié, contribuant à l'adjonction de cellules à un rayon préexistant (vue tangentielle).

B : mitoses dans une dérivée phloémienne (à g.) et dans une dérivée xylémienne (à dr.); **Z.C. :** zone cambiale (vue radiale).

phloème. Pour une part, ces divisions donnent naissance aux cellules du parenchyme libérien vertical (fig. 17, *B*), chacune de ces cellules étant deux à trois fois plus courte que l'initiale dont elle provient. D'autres mitoses se produisent dans des dérivées contiguës aux rayons : il y a ainsi adjonction de cellules aux rayons qui s'élargissent (fig. 17, *A*). Ce processus d'accroissement des rayons libériens a déjà été observé par ELLIOT et s'explique en partie par l'augmentation de

la circonférence de la tige, plus grande au niveau du liber qu'au niveau du cambium. Parfois même, certaines dérivées des initiales fusiformes se divisent en plusieurs cellules très courtes où se développe ultérieurement un cristal d'oxalate. Le plus curieux, lors de ces cloisonne-

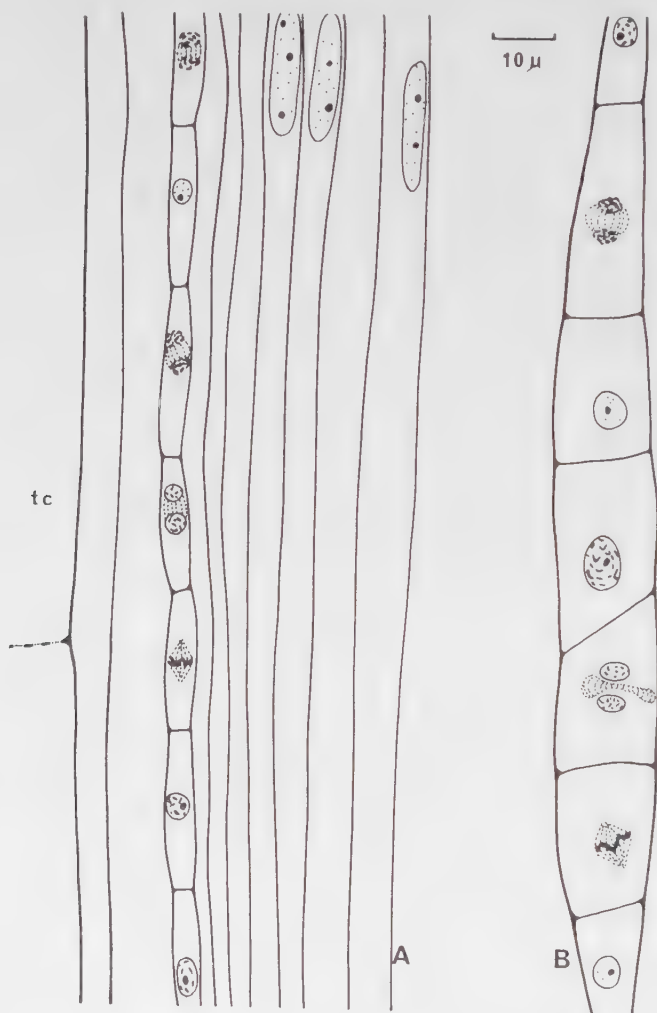


FIG. 18. — Divisions transversales simultanées dans des dérivées phloémiennes d'initiales fusiformes; vue radiale (A) ou tangentielle (B). *t.c.* : jeune tube criblé. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

ments, est de voir les mitoses presque synchrones dans les 5 ou 6 cellules qui proviennent de la même cellule-mère (fig. 18, A et B). De tels éléments peuvent s'accoler à un rayon libérien ou bien rester indépendants.

La formation d'initiales courtes peut se faire à partir des initiales

fusiformes d'une autre manière que celle que nous venons de décrire. Divers auteurs, en particulier BANNAN (1953 a, 1957) et BARGHOORN (1940), ont remarqué que certains cloisonnements anticlines des cellules longues détachaient une cellule lenticulaire sur le côté de l'initiale. Nous n'en avons pas parlé en étudiant les mitoses anticlines du cambium, car nous n'en avons pas observé de ce type. Cela n'a rien d'étonnant, du moins si l'on se rapporte aux résultats de BANNAN qui a constaté que ces divisions étaient rares chez les Gymnospermes et ne constituaient que 2 % des mitoses anticlines. Leur absence au cours de nos observations ne signifie donc pas qu'elles n'existent pas chez le Sycomore, d'autant plus qu'ELLIOT en voit la trace dans le phloème de cet arbre.

4° *Fonctionnement de la zone cambiale.*

L'étude des divisions cambiales et de leur répartition nous conduit naturellement à nous poser le problème du fonctionnement de la zone génératrice. Existe-t-il réellement une assise cambiale unique, comme le veut la théorie classique ? A défaut d'une assise, peut-on au moins déterminer, comme le fait NEWMANN (1956) sur le *Pinus radiata*, une cellule initiale pour chacune des rangées radiales ?

Sur les relevés de mitoses effectués en période de grande prolifération (avril-juin), il est impossible de distinguer une assise préférentielle où les cloisonnements soient plus fréquents. Il n'y a pas non plus une assise cambiale se divisant moins souvent que ses dérivées xylémiennes comme le décrit BANNAN (1955) chez le *Thuja occidentalis*. Chez le Sycomore, les mitoses sont très abondantes dans toute une zone épaisse de plusieurs cellules, zone que nous avons déjà repérée par sa plus grande richesse en RNP et ses caractères anatomiques plus méristématiques (étroitesse des cellules, minceur des membranes). Ajoutons à cela que les terminaisons cellulaires en vue radiale sont situées à peu près toutes au même niveau (fig. 19), alors que BANNAN, chez le *Thuja*, pense pouvoir toujours trouver dans une rangée une cellule plus courte qu'il considère comme l'initiale. Nous n'observons donc pas, chez l'*Acer pseudoplatanus*, une assise génératrice unique.

La question se pose de savoir si l'on peut néanmoins distinguer une initiale par file radiale. On pourrait à ce propos reprocher à nos relevés de masquer, par suite des superpositions opérées, la physionomie de chacune des rangées radiales, car NEWMANN insiste sur le fait que l'initiale n'est pas forcément située au même niveau pour chaque rangée. Malgré une observation minutieuse de nombreuses coupes, il nous est totalement impossible, au cours de la saison de croissance, de déterminer une initiale unique pour chacune des files de cellules, que ce soit en nous basant sur des critères histochimiques ou anatomiques. Les caractères cytologiques, ajoutons-le dès maintenant, n'offrent pas plus cette possibilité. Et la manière dont se font les divisions semble con-

damner aussi cette hypothèse, puisqu'il est fréquent de voir des cellules contiguës appartenant à la même rangée radiale se diviser simultanément de façon péricleine (fig. 10, 13, A et 14), anticline (fig. 11, D et 14 C) ou transversale (fig. 15, B), que ce soit d'ailleurs au niveau des rayons ou du système « vertical ».

Nous nous trouvons donc là en désaccord avec les observations de NEWMANN sur le *Pinus radiata* ainsi qu'avec les premières conclusions de BANNAN sur le *Thuja*, cet auteur ayant depuis nuancé ses conclusions. Par contre, notre position est identique à celle d'ESAU (1948) que n'a pu, chez la Vigne, discerner d'initiales pendant la période d'activité. De plus, aucune de nos observations ne nous permet de voir

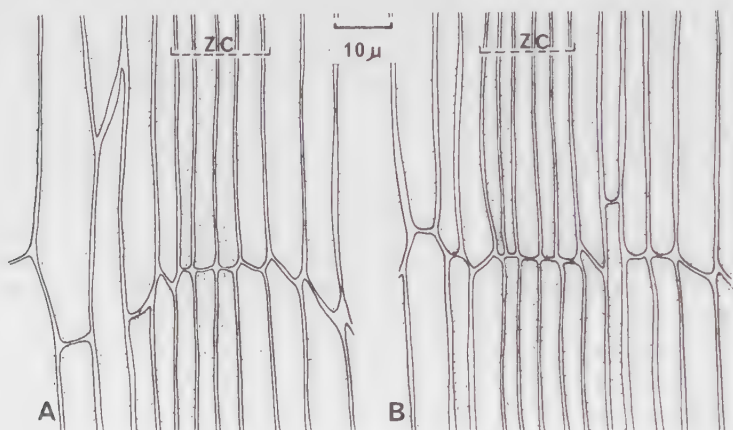


FIG. 19. — Coupes radiales dans la zone cambiale (Z.C.) et ses dérivées immédiates; les cloisons terminales sont à peu près au même niveau pour les diverses assises de cellules fusiformes du cambium. (FAA; vert de méthyle, pyronine.)

une cellule se cloisonnant alternativement pour donner une dérivée vers le xylème, puis une vers le phloème, comme il est classique de le dire depuis SANIO (1873).

Au contraire, tout concourt à nous faire penser que le cambium est en réalité formé par plusieurs assises de cellules semblables et douées de propriétés de multiplication équivalentes, chacune de ces cellules jouant un rôle d'initiale. En cela, nous rejoignons les conceptions anciennes de RAATZ (1892) et KLEINMANN (1923), ainsi que celles de PRIESTLEY (1930). La multiplication des initiales par cloisonnements tangentiels ou la différenciation de celles qui sont les plus proches du xylème ou du phloème entraîne, au cours des saisons, des variations de l'épaisseur du cambium. Le fonctionnement cambial se rapproche ainsi de celui du méristème médullaire, constitué lui aussi de plusieurs assises cellulaires se divisant presque toutes dans le même sens. De même que dans les apex, le rôle initiateur n'est pas réservé à quelques cellules privilégiées, mais à des massifs de cellules groupées en méristème médullaire et en anneau initial, de même dans les tiges, la proli-

fération se localise principalement dans une zone annulaire plurisériée, la zone cambiale.

Il est peut-être difficile de définir la zone cambiale, ainsi que le fait BANNAN (1955), comme toute la région où se produisent des cloisonnements périclinales, et il paraît encore plus problématique d'appeler « cambiale » toute la portion de la tige où se font les divisions et les réajustements, comme le fait PRIESTLEY. Il nous semble que c'est aller un peu loin, car bien des mitoses périclinales se rencontrent dans des cellules qui par leur taille, l'épaisseur de leur membrane ou leur faible teneur en ARN marquent une différenciation déjà nette. Les figures 10, *B* et 11, *E* montrent de telles divisions là où les cellules ont perdu tout caractère méristématique. Nous pensons qu'il convient plutôt de réserver les termes « cambium » et « zone cambiale » à une région réellement méristématique, puisqu'il s'agit bien là du méristème latéral. Cette région, à notre avis, est celle où la teneur en ARN est la plus grande, où les mitoses sont les plus abondantes et qui se distingue sur les coupes par ses cellules minces et à membranes fines. Cette zone cambiale, en période de prolifération, est séparée du phloème et du xylème par une bande plus ou moins large de cellules en voie de différenciation : leurs parois sont épaissies, leurs dimensions radiales s'accroissent, leur teneur en ARN diminue, mais elles restent capables de se multiplier et de se diviser. Ce sont là surtout des mitoses liées à la maturation et la différenciation de ces cellules, que nous nommons les dérivées cambiales.

D'autre part, le fonctionnement cambial est essentiellement dissymétrique, comme le montre l'étude de ses variations saisonnières. La production de xylème est intense, mais très limitée dans le temps, puisqu'elle ne dure guère que trois mois. La production du phloème est plus faible que celle du xylème en période de grande activité cambiale (mai), mais elle est moins discontinue : elle commence plus tôt au printemps et se poursuit plus tard en été.

CHAPITRE II

VARIATIONS ANNUELLES DE LA PRESSION OSMOTIQUE ET DE LA TENEUR EN EAU

Nous avons cherché à connaître la pression osmotique des cellules cambiales, afin de pouvoir réaliser un milieu propice aux observations vitales. Nous avons pu constater alors de très nets changements de cette pression au cours des saisons. Après avoir décrit rapidement la méthode de mesure que nous avons utilisée, nous allons exposer les variations saisonnières de la pression osmotique, puis nous en rechercherons les causes.

I. — TECHNIQUES DE MESURE DE LA PRESSION OSMOTIQUE

L'observation microscopique est indispensable dans ce cas afin d'être sûr de n'envisager que la zone cambiale. La seule méthode à notre disposition consiste donc à déterminer la solution de concentration connue qui provoque juste un début de plasmolyse dans la moitié des cellules du cambium. Cette solution est considérée comme étant isotonique au tissu, et sa pression osmotique, que l'on peut calculer, est identique à celle des cellules. En général, on utilise pour de telles expériences des solutions d'une substance qui pénètre mal dans les cellules, de manière à ne pas fausser les résultats en risquant d'augmenter artificiellement la pression osmotique cellulaire. C'est le mannitol ou le saccharose qui sont choisis le plus souvent. Malheureusement, leur coefficient de solubilité est faible : 18,98 g pour 100 ml à 20° pour le mannitol, dont le poids moléculaire est de 182; 67 g pour 100 ml pour le saccharose, dont le poids moléculaire est de 342. Avec ce dernier corps, on parvient à peine à obtenir des solutions voisines de 2M, et avec le mannitol on réussit tout juste à avoir une solution molaire. Or nous avons besoin, à certaines époques de l'année, de solutions de très forte tonicité. Nous avons donc été obligée de choisir un hexose et nous avons en général utilisé le plus soluble d'entre eux, le lévulose.

Un certain nombre d'expériences, toutefois, ont été faites avec le glucose et nous n'avons observé aucune différence sensible dans le comportement des cellules vis-à-vis de l'un ou l'autre sucre. Nous avons aussi, lorsque cela était possible, effectué des contrôles avec le saccharose ou le mannitol, sans que cela modifie les résultats, comme nous le verrons ultérieurement.

A la suite de quelques tâtonnements, nous avons choisi d'opérer de la manière suivante : nous préparons une dizaine de petites boîtes de Pétri contenant chacune 10 ml de solution de lévulose de concentrations croissantes, échelonnées de 2 en 2 % ou de 1 en 1 %. Après avoir prélevé un rameau sur l'arbre, nous pratiquons immédiatement des coupes tangentielles à main levée dans la région cambiale d'un entrenœud déterminé, et nous plaçons quelques-unes de ces coupes dans chacune des boîtes de Pétri, avant de les examiner entre lame et lamelle au microscope. Cette technique a connu plusieurs variantes sans que le résultat de l'expérience s'en soit trouvé modifié. Par exemple, il nous est arrivé d'effectuer directement les coupes sur la branche *in situ* sur l'arbre. Nous avons également, surtout au début de nos recherches, conservé toutes nos coupes dans une solution de faible pression osmotique avant d'essayer l'action de concentrations supérieures : nous avons abandonné ce procédé, car il peut provoquer des modifications dans la forme des vacuoles, bien qu'il n'ait pas d'influence immédiate sur le résultat de la mesure de la pression osmotique. Enfin, nous avons commencé en mouillant soigneusement la surface de section avec le liquide de montage, pour éviter le dessèchement des coupes. Ceci convient avec le milieu de Ringer, mais avec une solution sucrée, les coupes se font mal, car le rasoir devient rapidement poisseux. Nous avons abandonné ces précautions après avoir constaté qu'en opérant vite, les coupes n'avaient pas le temps de se dessécher et que ce qui importait avant tout, c'était d'utiliser un excellent rasoir, afin de léser le moins de cellules possible. Il faut faire des coupes assez épaisses pour avoir au moins deux assises de cellules intactes, mais en même temps, les coupes doivent être suffisamment fines pour permettre l'observation microscopique. Une épaisseur de 10 à 15 μ semble optimale pour l'étude vitale du cambium. En général, nos coupes sont faites en biseau aigu : ainsi, il existe toujours un niveau correspondant à cet optimum. Dans leurs expériences de plasmolyse sur le phloème, CURRIER, ESAU et CHEADLE (1955) utilisent des coupes nettement plus épaisses (30 à 75 μ), ce qui est sans doute nécessité par le diamètre des tubes criblés. De son côté, BAILEY (1930) a mis particulièrement l'accent sur les précautions à prendre lors de l'étude vitale des initiales cambiales; il a montré en outre que le prélèvement des cellules sur la plante par des coupes ne modifie ni leur structure ni leur activité.

Une fois les coupes faites et placées par lots de 3 ou 4 dans les boîtes de Pétri contenant des solutions sucrées de concentrations différentes,

nous les prélevons à intervalles plus ou moins réguliers et les plaçons entre lame et lamelle pour les surveiller sous le microscope. Pour chaque mesure, nous contrôlons ainsi successivement les coupes des divers lots. Entre chaque observation, nous remettons ces coupes dans leurs boîtes de Pétri respectives. Nous ne pouvons, en effet, les conserver longtemps entre lame et lamelle, car l'évaporation est trop rapide. On peut remédier à cet inconvénient en lutant la lamelle avec de la vaseline, procédé que nous avons parfois employé. Les coupes sont examinées aussitôt faites, puis à des intervalles rapprochés pendant plusieurs heures et parfois plusieurs jours consécutifs. Pour être sûre de ne considérer que des cellules vivantes, nous nous sommes toujours fiée à la régularité des mouvements de cyclose qui persistent dans les tissus plasmolysés. Si la cyclose est arrêtée, sa reprise peut être toujours provoquée, nous le verrons, lorsque les cellules sont encore en vie.

En ce qui concerne les résultats, notons que les valeurs de la pression osmotique données plus loin ont toujours été déterminées à la température du laboratoire, c'est-à-dire à 22° C environ. La précision de ces mesures n'est pas très grande, et on ne peut guère déceler de variations inférieures à 5 % ; mais les différences individuelles de cellule à cellule au sein d'un même tissu, en particulier du cambium, peuvent dans certains cas atteindre 10 %. Aussi, n'avons-nous pas cherché à améliorer notre technique de mesure pour la rendre plus précise.

II. — RÉSULTATS

1° Caractères morphologiques de la plasmolyse.

Dans le cambium, le parenchyme vasculaire et un certain nombre de cellules du phloème, la plasmolyse est en général de forme concave : le cytoplasme constitue des arceaux en restant relié à la membrane par certains points. Ces arceaux sont plus ou moins grands suivant que les cellules sont placées dans une solution légèrement ou fortement hypertonique (fig. 20, *B* et *C*). Dans le parenchyme libérien, la plasmolyse est souvent convexe ou intermédiaire, à la fois convexe et concave (fig. 20, *A*). Une plasmolyse concave ou convexe peut se rencontrer dans les pointes des initiales fusiformes (fig. 20, *B*). Ce phénomène mérite d'être signalé, car il s'oppose aux idées généralement admises, et rapportées par BANNAN (1956), à savoir que la plasmolyse n'apparaît pas dans les extrémités de cellules longues. Nous l'avons pourtant observée à cet endroit dans des cellules en très bon état et montrant une cyclose nette.

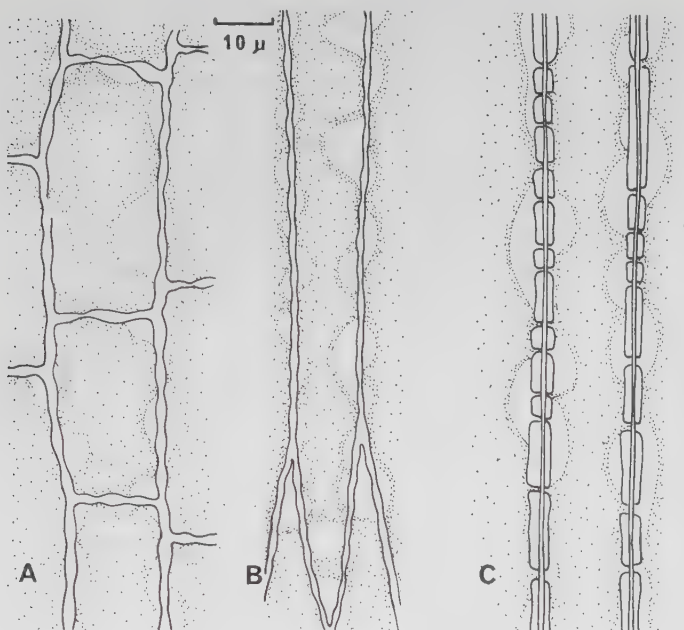


FIG. 20. — Diverses formes de la plasmolyse : concave ou convexe dans les cellules du parenchyme phloémien (A) et du cambium (B); concave dans le parenchyme ligneux (C). Souvent, dans ces dernières cellules, le cytoplasme se décolle au niveau des ponctuations et reste adhérent à la membrane entre deux ponctuations.

2° Conditions dans lesquelles se manifeste la plasmolyse.

Nous avons constaté qu'il faut presque toujours un temps assez long pour qu'apparaisse un début de plasmolyse dans les cellules cambiales, lorsque celles-ci sont placées dans un milieu très légèrement hypertonique au suc vacuolaire. La plasmolyse immédiate n'est parfois obtenue que pour des solutions de concentration très supérieure à la pression osmotique. Par exemple, il arrive souvent qu'au début de janvier, on n'observe une plasmolyse immédiate des cellules cambiales que dans des solutions de lévulose égales ou supérieures à 36 % (2 M). Il faut 30 minutes pour que la plasmolyse se fasse sentir dans une solution à 34 %, une heure pour celle à 30 %, deux heures pour celle à 28 %. Un délai de trois heures s'écoule avant qu'un début de plasmolyse ne se manifeste dans les coupes placées dans une solution à 26 %, concentration minimale pour laquelle on obtient, à cette époque de l'année, la plasmolyse du cambium. Sept à huit heures après le début de l'expérience, commence une déplasmolyse progressive des cellules. Au printemps, au contraire, la plasmolyse se fait sentir presque d'emblée pour une solution de pression osmotique très peu supérieure à celle des tissus : en mai, la plasmolyse est immédiate dans une solution à 10 % de lévulose, tandis que la valeur minimale de la concentration

permettant d'obtenir la plasmolyse est de 9 % (c'est-à-dire 0,5 M).

Les courbes de la figure 21 traduisent ce comportement des cellules. Nous avons porté en abscisses la durée de l'expérience en heures, en ordonnées la concentration du milieu dans lequel se manifeste un début de plasmolyse au temps t , concentration exprimée en grammes de lévulose pour 100 ml d'eau. Nous obtenons ainsi une série de courbes d'allure analogue, mais décalées les unes par rapport aux autres. Elles passent presque toutes par un minimum : celui-ci correspond à la

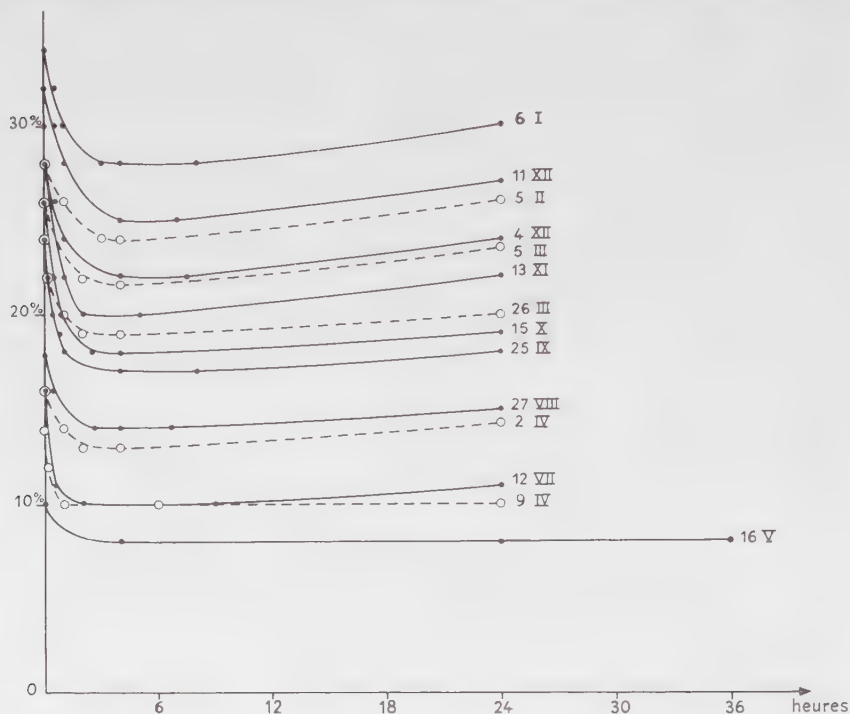


FIG. 21. — Concentrations minimales des solutions de lévulose permettant un début de plasmolyse en fonction de la durée d'immersion dans la solution, suivant les diverses périodes de l'année. En tirets, les courbes de printemps; en trait continu, celles d'été et d'automne. Les courbes présentant un *minimum*, c'est-à-dire dont la pente remonte pour les longues durées, indiquent un phénomène d'anatonose. En abscisses, la durée de l'expérience, en heures; en ordonnées, les concentrations.

concentration la plus faible susceptible de provoquer un début de plasmolyse, c'est-à-dire celle de la concentration isotonique aux cellules. L'ensemble de ces courbes nous montre les faits suivants :

1° Il existe toujours un temps de latence avant que n'apparaisse un début de plasmolyse, lorsque la solution utilisée est de pression osmotique sensiblement égale à celle des cellules. Sa durée varie entre une et quatre heures. En général, ce temps est plus court au printemps, plus long en hiver, sans que l'on puisse vraiment y déceler des variations saisonnières cohérentes.

2° Pour obtenir une plasmolyse immédiate, il faut donc utiliser une solution hypertonique. L'excès de tonicité nécessaire est généralement plus grand en hiver qu'en période d'activité cambiale. Ce n'est pas une règle absolue, mais elle se trouve souvent vérifiée. Comparons par exemple les courbes obtenues en décembre et en mai : en mai, les cellules se plasmolysent immédiatement lorsqu'elles sont placées dans une solution dont la pression osmotique est seulement supérieure de 10 % à celle du cambium; en décembre, au contraire, il est difficile de provoquer la plasmolyse immédiate si la pression osmotique de la solution utilisée ne dépasse pas de 50 % celle de la zone cambiale.

3° Depuis le mois d'août jusqu'au début d'avril, on constate au bout de quelques heures une déplasmolyse des cellules. Celle-ci peut être parfois importante et atteindre 20 ou 30 % de la valeur osmotique minimale. Pendant toute la période d'intense activité cambiale, par contre, cette déplasmolyse ne se produit pas. Au premier abord, cette diversité de comportement semble incohérente, car il est généralement admis que la perméabilité diminue en hiver : on devrait dans ce cas observer le phénomène inverse si la déplasmolyse était liée à une absorption du sucre du milieu de montage par les cellules. Mais d'autre part, la déplasmolyse peut être provoquée par une hydrolyse de substances de réserves contenues dans les cellules, sans qu'intervienne la perméabilité cellulaire. Pour essayer de connaître la raison exacte de ce phénomène, nous avons fait les deux expériences suivantes :

a) Nous avons tout d'abord repris nos mesures en automne, lorsque la pression osmotique est encore loin de son maximum, en remplaçant le lévulose par le saccharose. La courbe est semblable à celle qui est obtenue avec le lévulose et marque une déplasmolyse nette au bout de 24 heures (fig. 22). Le saccharose, dont la molécule est deux fois plus grosse que celle du lévulose, pénètre plus difficilement dans les cellules. Puisque nous obtenons le même résultat avec l'un et l'autre sucre, c'est qu'il est vraisemblable que la perméabilité ne joue aucun rôle dans la déplasmolyse.

b) Nous avons refait nos observations en plaçant les coupes à 0° dès le moment du prélèvement, et nous avons comparé la courbe ainsi obtenue avec celles tracées pour des coupes conservées à 22°. La figure 22 montre qu'il existe une différence entre la courbe correspondant à 0° et celles de 22°. A 0°, la plasmolyse est plus lente à apparaître et la déplasmolyse ne se fait pratiquement pas sentir, même après un séjour de 48 heures. Or, il est connu qu'à 0°, l'hydrolyse des réserves cellulaires est bloquée. Il semble donc bien que là soit la cause des faits observés en hiver. L'augmentation de pression osmotique des cellules serait provoquée par une hydrolyse des substances de réserves et non par la pénétration des sucres du milieu. Il y aurait donc là un phénomène d'anatonose sans rapport direct avec des modifications de la perméabilité cellulaire.

Cette interprétation, inspirée des conceptions classiques sur les propriétés de perméabilité cellulaire, reste hypothétique. Des recherches

récentes (BUVAT, 1958; JENSEN et MAC LAREN, 1960) suggèrent l'existence de processus de pinocytose dans les cellules végétales; de tels processus permettraient de concevoir d'autres explications des phénomènes que nous avons observés, mais il serait prématuré d'en faire actuellement état.

D'autre part, on peut se demander pourquoi cette déplasmolyse n'existe pas au printemps. Il pourrait s'agir d'une différence dans

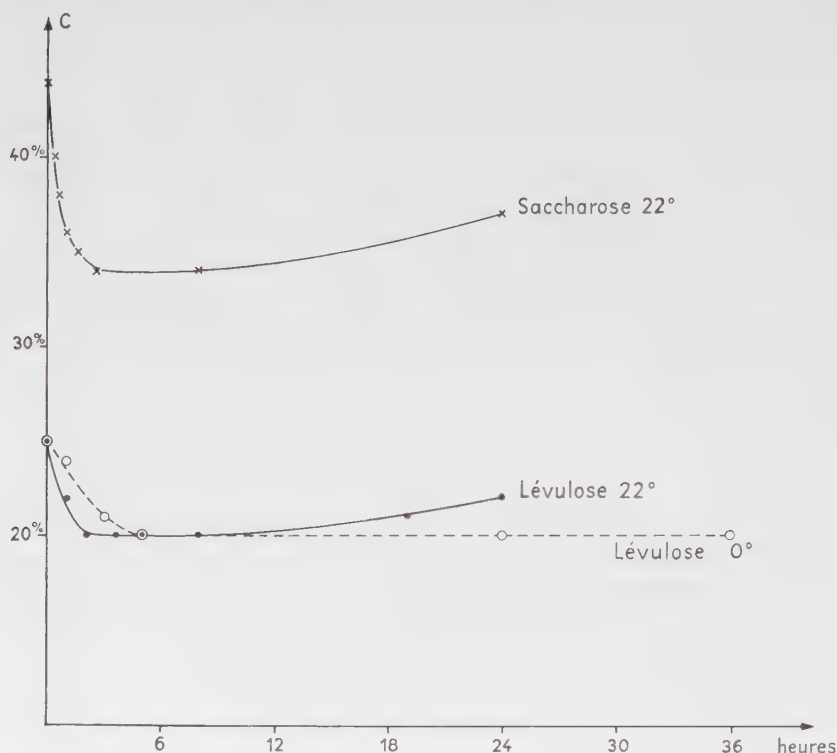


FIG. 22. — Concentrations minimales de solutions sucrées permettant un début de plasmolyse en fonction de la durée de séjour dans le milieu sucré, suivant la nature du sucre et suivant la température. En abscisses, la durée de l'expérience, en heures; en ordonnées, les concentrations C.

l'activité biochimique du cambium. Plus vraisemblablement, il se produit un trouble physiologique : les cellules sont beaucoup plus fragiles à cette époque et supportent sans doute mal un séjour de plusieurs heures dans une solution sucrée, en milieu peu aéré, bien qu'une cyclose régulière puisse persister longtemps. Nous ne pouvons réellement répondre à cette question pour le moment. Retenons seulement que les cellules cambiales en état d'activité sont apparemment plus fragiles, mais maintiennent plus fermement leur tonicité que les cellules en repos.

4° Le minimum de chacune des courbes de la figure 21 se situe à

des valeurs différentes de la concentration suivant la date. C'est dire que la pression osmotique des cellules cambiales varie en fonction de la saison. Ces changements méritent, par leur importance, que nous les analysions plus en détail.

3° Les variations saisonnières de la pression osmotique du cambium.

Nous avons suivi ces variations au cours de trois années consécutives, et nos résultats nous ont permis de tracer les courbes de la figure 23. Les divers mois de l'année sont portés en abscisses et la valeur de la pression osmotique, exprimée en atmosphères, est portée en ordonnées. Les courbes obtenues pour 1961, 1962 et 1963 sont analogues. Les différences de détail qui existent entre elles sont dues principalement à des conditions climatiques différentes : les deux premiers hivers ont été peu rigoureux et suivis, en 1961, par un printemps précoce et, en 1962, par un printemps plus tardif. L'hiver 1962-1963 a été très froid, les gelées se sont succédé sans interruption ou presque de la mi-décembre à la mi-mars et le printemps 1963 a été encore plus tardif que celui de 1962.

Dans tous les cas, au printemps, la pression osmotique est minimale : depuis la mi-avril jusqu'à la fin de juin, sa valeur se maintient à peu près constante aux alentours de 12-13 atmosphères (plasmolyse pour une solution à 0,5 M). Dès juillet, elle augmente lentement et assez régulièrement pendant six mois. Au cours d'un hiver normal, elle atteint à la fin de décembre sa valeur maximale voisine de 35 atmosphères (plasmolyse pour une solution à 1,5 M environ). Mais, suivant les conditions extérieures, le comportement des cellules peut être un peu différent au cours des trois mois qui suivent. En 1961 et 1962 (fig. 23), la pression osmotique a plafonné aux environs de 35 atmosphères pendant 3 à 4 semaines, puis elle a commencé à diminuer vers la fin de janvier. En un mois et demi, sa valeur est redescendue à 24 atmosphères, ce qui correspond à une solution molaire. Pendant la période de chute de la pression osmotique, des fluctuations nettes, de l'ordre de 8 à 10 %, peuvent s'observer d'une cellule cambiale à une autre. C'est une époque de grande instabilité vacuolaire, comme nous le verrons par la suite. Il se produit alors un fait curieux, mais qui s'est répété les deux années : les variations individuelles des initiales s'estompent et la pression osmotique cesse de diminuer pendant 2 à 3 semaines. La courbe correspondante marque un palier aux alentours de 22-24 atmosphères (22 en 1961, 24 en 1962) jusqu'au moment où les bourgeons commencent à se gonfler. Pendant les quelques jours où les bourgeons s'allongent, la pression osmotique décroît de nouveau très rapidement pour se retrouver minimale (13 atmosphères) lorsque les premières feuilles apparaissent au début d'avril.

En 1963, au contraire, la pression osmotique a continué à augmenter

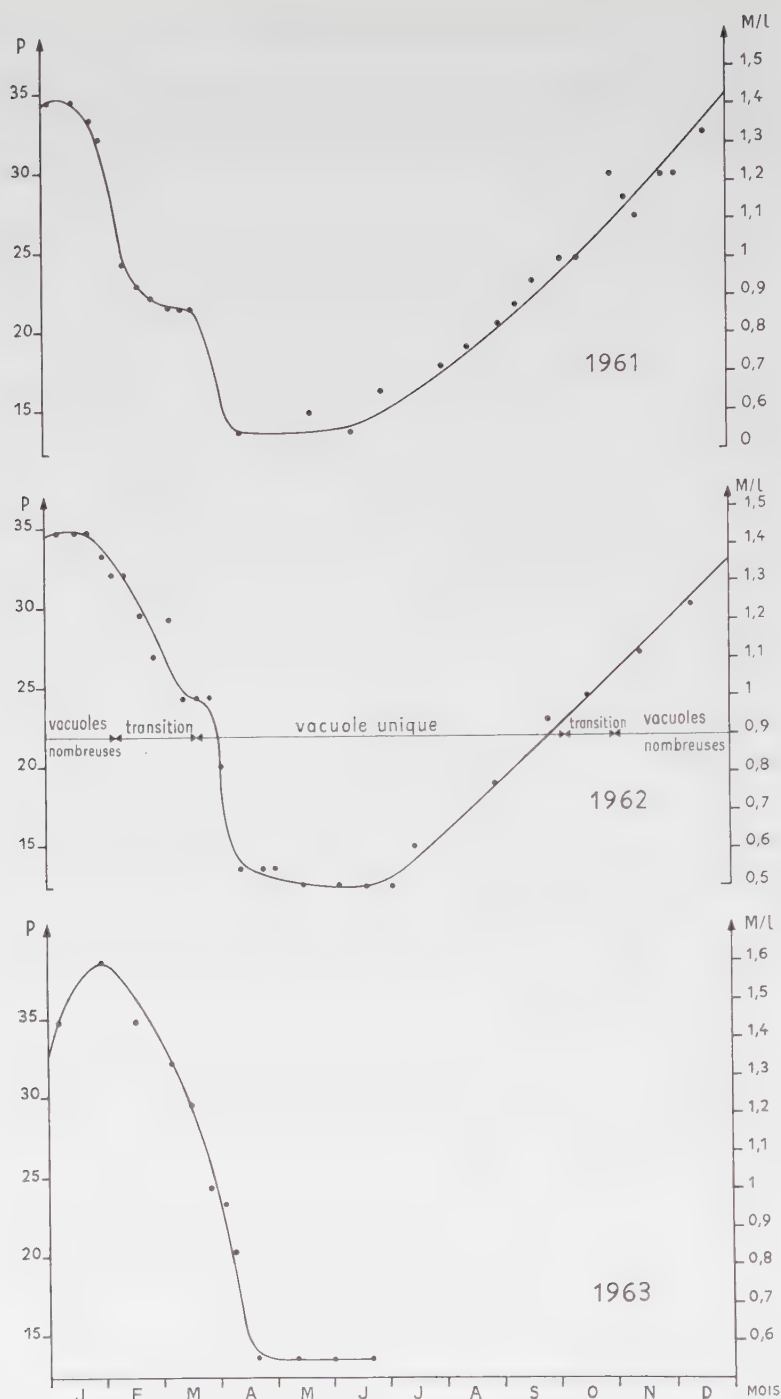


FIG. 23. — Variations saisonnières de la pression osmotique dans les cellules cambiales au cours de trois années successives (1961, 1962, 1963). En abscisses, les mois; en ordonnées, la pression osmotique P exprimée en atmosphères à 22°C (à gauche) ou la concentration molaire de la solution isotonique (à droite). Sur la courbe médiane, ont été portées les variations saisonnières de l'aspect des vacuoles.

pendant tout le mois de janvier, atteignant la valeur maximale de 39 atmosphères (plasmolyse pour une solution à 1,6 M) à la fin du mois seulement. Elle n'a commencé à décroître qu'en février; jusqu'au milieu de mars, cette diminution a été plus tardive qu'au cours des deux hivers précédents. A la mi-mars, la pression osmotique était encore de près de 30 atmosphères, alors qu'à la même époque, deux ans auparavant, elle n'était plus que de 22 atmosphères. Les gelées ayant pratiquement cessé vers ce moment, la chute de la pression osmotique est devenue rapide, et, presque en même temps, les bourgeons ont commencé à se gonfler. Dans ces conditions, la courbe de variations ne marque pas de palier net aux environs de 22-24 atmosphères, tout au plus pourrait-on y voir un double point d'inflexion. La valeur minimale n'a cependant pas été atteinte avant la mi-avril. Les transformations vacuolaires qui accompagnent la chute de pression osmotique au printemps se sont, elles aussi, trouvées considérablement retardées, de plus de trois semaines par rapport à 1961, par les conditions de température.

Remarquons que nos mesures ayant été faites à 22° environ, les valeurs de la pression osmotique que nous donnons ici correspondent à cette température. Mais les plantes examinées sont en réalité soumises l'hiver à des températures bien inférieures, donc leur pression osmotique réelle, exprimée en atmosphères, est plus basse que celle que nous indiquons, tandis que l'équivalence en moles que nous donnons est indépendante de la température. Par exemple, lorsque la plasmolyse est obtenue en hiver pour une solution de lévulose de 1,5 M, la valeur calculée à 22° de la pression osmotique est de 35 atmosphères, alors que si les plantes subissent à cette époque une température de 0°, leur pression osmotique réelle n'est que de 33,8 atmosphères, c'est-à-dire celle d'une solution à 1,5 M à 0°.

Comme la plupart de nos observations, celles qui concernent la pression osmotique ont été faites sur des rameaux de 1 à 3 ans. Cependant, à diverses reprises, nous avons opéré des contrôles sur des branches plus âgées. Nous avons obtenu pratiquement les mêmes résultats. Par contre, il nous est arrivé de constater de petites divergences entre deux arbres, l'un se montrant plus en avance que l'autre dans son évolution. Le plus avancé l'était aussi bien au point de vue de la valeur de la pression osmotique, qu'à celui de l'activité cambiale ou de ses caractères cytologiques.

4° *La pression osmotique des autres tissus de la tige.*

Bien que notre attention se soit portée avant tout sur les cellules cambiales, nous avons également examiné le comportement des tissus voisins. Nous y avons rencontré des phénomènes semblables à ceux que présentent le cambium, quoiqu'un peu moins prononcés, tant pour la réaction des cellules à la plasmolyse que pour les variations saison-

nières de la pression osmotique. Les courbes de variations que nous avons pu tracer ressemblent à celles qui sont obtenues pour le cambium. La figure 24 donne les courbes obtenues respectivement pour le phloème, le xylème et l'écorce en 1961.

Le maximum est atteint pour chacun de ces trois tissus en même temps que pour le cambium, mais pour des valeurs inférieures à celles obtenues pour la zone génératrice : 32 atmosphères pour le phloème, 29 pour le xylème et 26 pour l'écorce en janvier. On trouve à cette époque une sorte de gradient de la pression osmotique, celle-ci diminuant de part et d'autre du cambium. Cette diminution étant progressive, la plasmolyse ne se manifeste pas en même temps pour toutes les cellules d'un même tissu : elle est par exemple plus

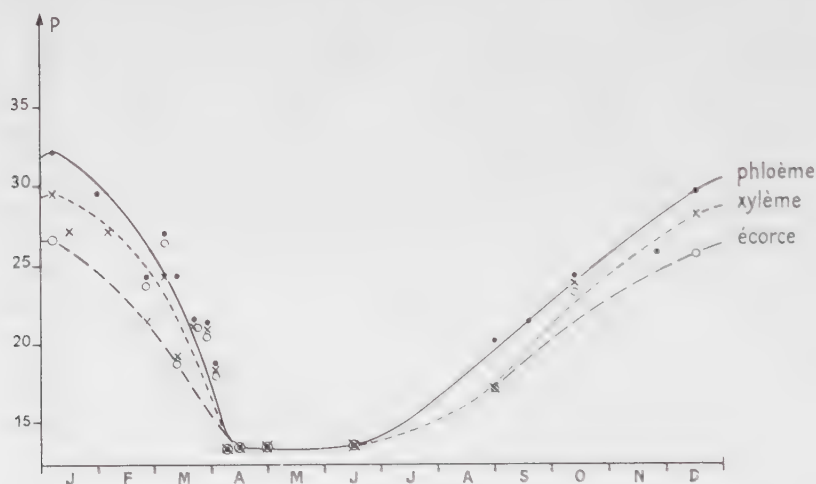


FIG. 24. — Variations annuelles de la pression osmotique dans les cellules du phloème, du xylème et de l'écorce. En abscisses, les mois; en ordonnées, la pression osmotique P , à 22° C, exprimée en atmosphères.

précoce dans le phloème ancien que dans le phloème récent. Les nombres que nous indiquons ne représentent donc qu'une valeur moyenne. A partir de la mi-janvier, la pression osmotique décroît dans tous les tissus de la tige, d'abord assez lentement, puis très vite durant la dernière quinzaine de mars au moment de l'épanouissement des bourgeons, mais sans marquer de palier bien net juste avant cet épanouissement. Au début d'avril, la pression osmotique devient minimale pour tous les tissus de la tige en même temps que pour le cambium. En 1963, le retard observé pour le cambium s'est également manifesté pour toute la tige : la valeur maximale de la pression osmotique a été atteinte plus tard, à la fin de janvier, et elle était plus élevée qu'en 1961 et 1962 (37 atmosphères pour le phloème et 36 pour le xylème); le retour à la valeur minimale ne s'est pas fait avant la mi-avril.

Au printemps, tous les tissus de la tige réagissent de la même manière et possèdent la même pression osmotique (12 à 13 atmosphères). Elle augmente à partir de juillet dans tous les tissus, mais cette augmentation est un peu moins rapide pour le phloème que pour le cambium; elle l'est encore moins pour le xylème et c'est dans l'écorce qu'elle est la plus lente.

Dans les différents tissus de la tige, la pression osmotique présente donc, au cours d'une année, des variations semblables; les minimums et les maximums coïncident dans le temps, mais les derniers se trouvent décalés en valeur absolue, alors que les minimums sont identiques pour tous les tissus.

Pour le parenchyme libérien du Sycomore, nous retrouvons des faits semblables aux faits observés pour la Vigne par CURRIER, ESAU et CHEADLE (1955). Dans cette espèce, ces auteurs signalent une pression osmotique relativement basse, en période d'activité (solution plasmolytante comprise entre 0,5 et 1 M, c'est-à-dire pression osmotique entre 11 et 22 atmosphères à 0°), alors que sa valeur est élevée dans le phloème dormant. Dans ce cas, la plasmolyse n'a lieu qu'avec une solution à 2 M, c'est-à-dire pour une pression osmotique voisine de 44 atmosphères.

III. — ORIGINE DES VARIATIONS DE PRESSION OSMOTIQUE

Il nous semble indispensable d'essayer de déterminer les facteurs immédiats qui provoquent des variations saisonnières de la pression osmotique dans tous les tissus des tiges; en particulier, il serait intéressant de savoir quel rôle joue la montée de la sève au printemps et quelle est la part de la déshydratation cellulaire dans l'augmentation automnale de la tonicité. Autant de questions auxquelles nous avons tenté de répondre dans la mesure où cela nous était matériellement possible.

1° *Les variations annuelles de teneur en eau.*

L'évaluation de la teneur en eau des tissus demande une certaine quantité de matériel frais. La minceur extrême de la zone cambiale, moins de 10 μ en hiver, rend difficile le prélèvement du cambium seul. Nous pouvons éliminer le bois, mais nous entraînons toujours du phloème. Cet inconvénient n'est cependant pas très grave : en effet, notre but est de rechercher les rapports entre teneur en eau et pression osmotique; or, cette dernière varie, sinon de manière parallèle, du moins de façon semblable dans les deux tissus, et les différences qu'elle

présente entre le cambium et le phloème jeune ne sont guère supérieures à 10 %. Les résultats que nous donnerons pour la teneur en eau concerneront donc non pas le cambium seul, mais l'ensemble de la zone génératrice et du phloème le plus récemment formé.

Pour prélever ces tissus, nous éliminons avec un scalpel ou une lame de rasoir les assises externes de la surface de la tige jusqu'à ce que la couleur vert très pâle indique que nous sommes bien au niveau du phloème jeune; en particulier, il est indispensable d'éliminer tous les lits de fibres du liber. Nous arrachons alors des lambeaux de phloème et de cambium. La déchirure se fait au niveau du bois d'été en automne et en hiver, au niveau des dérivés cambiales vers le xylème au printemps, ainsi que nous avons pu le contrôler au microscope. Après avoir pesé le tissu frais dans un flacon à tare, nous le mettons à dessécher jusqu'à poids constant dans une étuve à 100°. Une nouvelle pesée donne alors le poids sec. Nous nous sommes toujours arrangée pour connaître également la valeur de la pression osmotique des rameaux que nous prélevions pour mesurer leur teneur en eau.

Résultats. — Les courbes de la figure 25 montrent que la teneur en eau augmente assez rapidement entre février et avril. Elle reste maximale (190 % du poids sec) depuis la fin d'avril jusqu'en juin, puis décroît assez régulièrement jusqu'en octobre où sa valeur est alors minimale (110 % du poids sec). Pendant l'automne, de nouveau, la teneur en eau augmente et marque un deuxième maximum au début de décembre, mais moins important que celui du printemps (150 % du poids sec). A la fin de décembre, une nouvelle diminution conduit à un deuxième minimum en janvier, dont la valeur est assez proche de celle du premier (116 % du poids sec). La teneur en eau reste faible quelques semaines, puis elle remonte dans le courant de mars, peu avant la reprise d'activité.

Si nous comparons ces résultats avec ceux de GIBBS (1957) pour d'autres espèces appartenant, comme le Sycomore, au genre *Acer* (*A. saccharum*, *A. saccharinum*, *A. rubrum*, *A. negundo*), nous constatons une nette analogie. Comme nous, GIBBS a observé deux maximums de la teneur en eau, l'un très important au printemps, l'autre moins net à l'automne, séparés par deux minimums, l'un au début de l'automne, l'autre en février, ceci pour l'ensemble des tissus qui constituent l'écorce au sens forestier du terme. Il observe également des variations analogues dans le bois de ces arbres. Nos résultats, comme ceux de GIBBS, sont, par contre, en complet désaccord avec ceux qu'ont obtenus ENGELHARD et LOMMASSON (1960) chez divers arbres dont l'*Acer saccharinum*. Ces auteurs trouvent que la teneur en eau croît de septembre à novembre, est maximale en hiver et décroît de février à avril. Ils suggèrent que les divergences entre leurs courbes et celles de GIBBS doivent être liées à des différences géographiques et climatiques entre le Dakota du Sud, où ils ont travaillé et l'Est du Canada où expérimentait GIBBS.

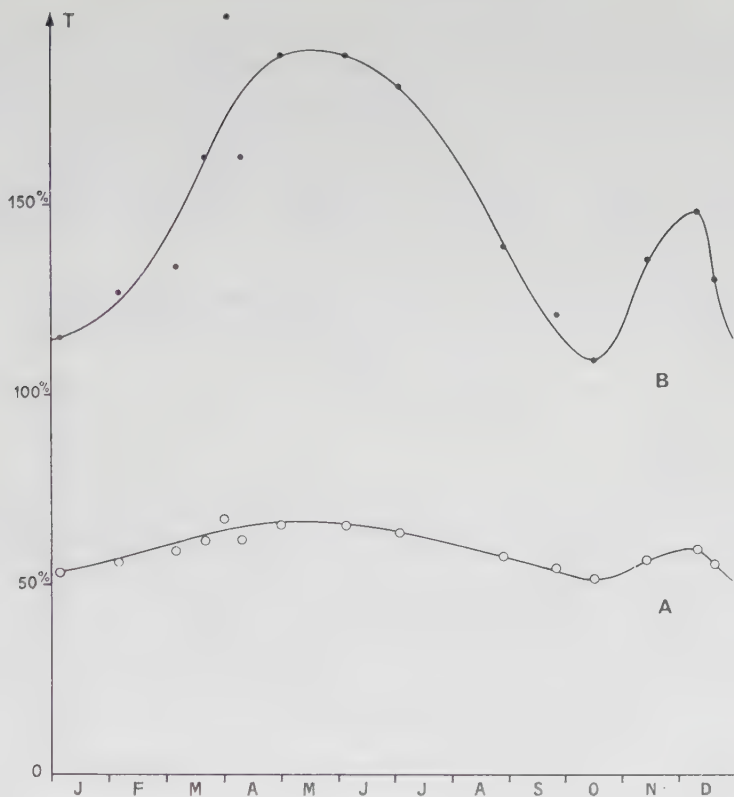


FIG. 25. — Variations saisonnières de la teneur en eau du phloème récent et du cambium. En abscisses, les mois; en ordonnées, la teneur en eau (T). Celle-ci est exprimée par rapport au poids frais pour la courbe inférieure (A) et par rapport au poids sec pour la courbe supérieure (B).

2° Rapports entre la pression osmotique et la teneur en eau.

Pour étudier ces rapports, il suffit en principe de tracer sur un même graphique les deux courbes de variation. En réalité, comme elles évoluent en sens inverse, il nous a semblé plus commode de comparer la pression osmotique non pas au rapport $\frac{\text{teneur en eau}}{\text{poids frais}}$, mais à celui $\frac{\text{poids sec}}{\text{poids frais}}$. C'est ce que nous avons fait figure 26.

Nous voyons qu'au printemps et en été (d'avril à la fin d'octobre), les deux courbes, bien que non parallèles, varient dans le même sens. Mais entre octobre et décembre, tandis que la pression osmotique continue à croître, le rapport poids sec/poids frais diminue. Puis il augmente de nouveau et reste plus ou moins stationnaire en janvier et février; pendant ce temps, la pression osmotique a atteint sa valeur maximale et a commencé à décroître. Ce n'est qu'en mars que les variations de la pression osmotique et du rapport poids sec/poids frais redeviennent

sensiblement parallèles. Pendant toute la période où la pression osmotique est élevée, où sa valeur dépasse 24 atmosphères, ses variations sont apparemment sans lien avec celles de la teneur en eau. Par conséquent, nous pouvons dire que l'augmentation hivernale de la pression osmotique ne semble pas due à une diminution de la teneur en eau, à une simple déshydratation, mais sans doute à une accumulation, précédée ou non d'une hydrolyse, de substances de réserves solubles : acides aminés ou sucres.

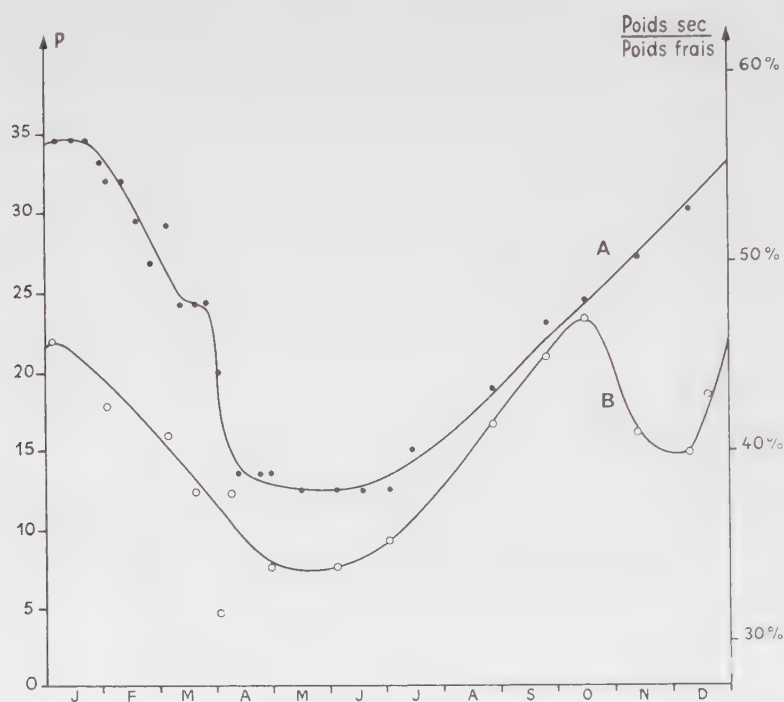


Fig. 26. — Comparaison des courbes de variation de la pression osmotique P exprimée en atmosphères (courbe A) et du rapport $\frac{\text{poids sec}}{\text{poids frais}}$ (courbe B).
En abscisses, les mois.

Jusqu'à présent, nous n'avons pu entreprendre l'analyse chromatographique d'extraits cambiaux pour vérifier cette hypothèse, mais nous avons l'espoir de pouvoir le faire très prochainement. Divers faits militent en faveur d'une accumulation de sucres en hiver : tout d'abord, plusieurs espèces d'*Acer* comme *A. saccharum*, *A. saccharinum* sont connues et exploitées pour les sucres que renferme en grande abondance leur sève à la fin de l'hiver; de plus, de nombreux auteurs ont montré que la résistance au froid s'accompagnait très souvent d'une augmentation parallèle de la pression osmotique et de la teneur en sucres. Mais pour l'instant, nous en sommes encore au stade de l'hypothèse.

CHAPITRE III

LES TRANSFORMATIONS SAISONNIÈRES DES VACUOLES

Nous avons utilisé les mêmes techniques pour l'observation vitale des vacuoles que pour l'étude de la pression osmotique, en employant toutefois une solution très légèrement hypotonique pour éviter un début de plasmolyse des cellules. Dans ces conditions, les vacuoles sont visibles sans coloration; on devine le contour du noyau ainsi que ceux des nucléoles et la cyclose est bien marquée par les mouvements des granulations lipidiques. Nous avons maintes fois tenté la coloration vitale par le rouge neutre, mais les résultats de cette technique ont été souvent décevants. Non pas que les cellules supportent mal la présence de rouge neutre dans leurs vacuoles, mais la forme de ces dernières est fréquemment altérée par le colorant. Les vacuoles cambiales, en effet, ont toujours tendance à se gonfler et à devenir sphériques lors de la pénétration du rouge neutre. D'autre part, en milieu sucré, le colorant n'entre que lentement et difficilement dans les cellules. A ce point de vue, les solutions de Ringer conviennent bien mieux, mais leur pression osmotique est trop faible pour garantir l'exactitude des observations. Cependant, le rouge neutre nous a été utile pour savoir s'il existait une ou plusieurs vacuoles, à condition de suivre les diverses étapes de la coloration; les vacuoles ont en effet tendance à confluer, lorsque l'expérience est quelque peu prolongée. Cette méthode avait l'avantage de nous renseigner sur le pH des cellules. Dans le cambium nous avons toujours vu les vacuoles prendre une teinte vermillon pâle, indiquant un pH légèrement supérieur à 7.

Remarquons que les cellules cambiales supportent très bien un séjour prolongé dans les solutions de lévulose, même au printemps, période où elles sont pourtant réputées être très fragiles. A la température du laboratoire, malheureusement, les coupes sont en général envahies en quelques jours par des champignons, même si les solutions de montage sont initialement stériles. Au contraire, nous avons pu conserver des coupes à n'importe quelle saison, pendant quatre semaines, dans un réfrigérateur à $+ 1^{\circ}$ C. Au bout de ce temps une partie des cellules montraient encore des mouvements de cyclose lorsqu'elles étaient réchauffées à la température du laboratoire.

I. — LE CYCLE NATUREL DES TRANSFORMATIONS VACUOLAIRES

En hiver, les initiales radiales aussi bien que les initiales fusiformes présentent de nombreuses petites vacuoles arrondies et la cyclose est totalement arrêtée (fig. 27, A). A la fin de janvier, ou au début de février, l'aspect du cambium change. Sur une même coupe, des cellules voisines peuvent avoir des caractères différents (fig. 27, B) : certaines

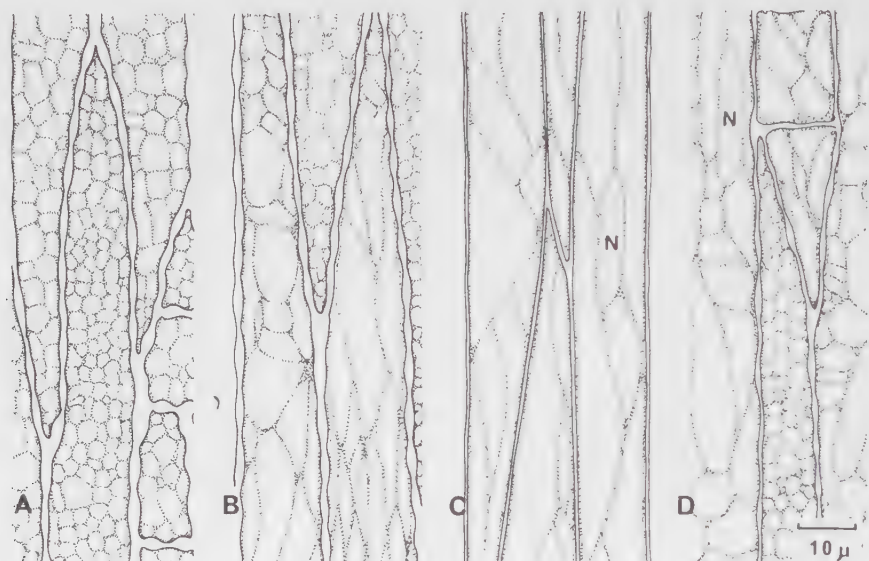


Fig. 27. — Cellules cambiales *in vivo* (vue tangentielle), montrant les divers aspects saisonniers des vacuoles. N. : noyau.

- A. Début de janvier : nombreuses vacuoles globuleuses.
- B. Février : certaines cellules conservent des vacuoles globuleuses, d'autres ont déjà des vacuoles myéliniformes (et une cyclose nette).
- C. Avril : vacuole unique traversée de nombreux trabécules cytoplasmiques.
- D. Octobre : période de transition; une partie des cellules (où persiste la cyclose) conserve des vacuoles myéliniformes (à droite et à gauche); au centre, une cellule (où la cyclose est arrêtée) où les vacuoles sont devenues globuleuses.

conservent un type hivernal; d'autres possèdent des vacuoles plus grandes aux formes irrégulières et, dans le cytoplasme, on distingue quelques mouvements timides des granulations lipidiques; d'autres enfin montrent des vacuoles très allongées, séparées par des travées cytoplasmiques où se manifeste une cyclose réelle. Ces formes allongées, rubanées, anastomosées sont désignées par BAILEY (1930) sous le terme de « myelin forms », indiquant par là que le réseau

qu'elles constituent rappelle l'aspect des figures myéliniques présentées dans certains cas par les substances lipidiques. Nous avons traduit l'expression de BAILEY par l'adjectif « myéliniforme » qui, évidemment, ne se rapporte qu'à l'aspect du système vacuolaire et non à sa nature chimique.

A la fin de janvier, les vacuoles « myéliniformes » sont peu nombreuses. Progressivement, au cours du mois de février, les vacuoles globuleuses deviennent irrégulières, puis s'allongent et s'anastomosent. C'est pendant cette période d'instabilité vacuolaire que la pression osmotique est, elle aussi, très variable. La rapidité de la transformation des vacuoles ne semble pas liée à la position des cellules cambiales par rapport aux autres tissus de la tige. Ce serait plutôt un caractère individuel des cellules. A la fin de février ou, au plus tard, à la mi-mars, toutes les cellules cambiales montrent une cyclose nette et des vacuoles « myéliniformes ». La précocité du passage de la forme globuleuse à la forme myélinique dépend des cellules elles-mêmes et plus encore des conditions atmosphériques. Même au début de février, par une belle journée, nous avons observé dans des branches exposées au soleil des vacuoles myéliniformes dans toutes les cellules. Lorsque cette transformation a eu lieu, il est rare d'assister au phénomène inverse; même quinze jours consécutifs de froid, avec une température inférieure à 0°, ne provoquent pas, à cette saison, un retour généralisé à la forme hivernale.

Dans le courant de mars, on voit les vacuoles des cellules cambiales se gonfler de façon sensible, tandis que les travées cytoplasmiques qui les séparent s'amincissent. Celles-ci finissent par se rompre, au moins en partie, et les vacuoles confluent entre elles. A la fin de mars ou au début d'avril, les colorations vitales au rouge neutre ne montrent plus qu'une seule vacuole (fig. 28, C), alors qu'auparavant cette technique permettait d'en dénombrer plusieurs. La figure 28 représente les divers aspects des initiales cambiales après action du rouge neutre. Cette méthode ne met pas en évidence le réseau de vacuoles « myéliniformes » caractéristique du réveil cambial. Elle montre, toutefois, que pendant toute la phase de transition, les vacuoles semblent confluer d'abord au centre de la cellule fusiforme en une ou deux grosses vacuoles, tandis qu'elles restent beaucoup plus longtemps petites et nombreuses dans les pointes des initiales. En ce qui concerne les cellules radiales, le passage à la vacuole unique se fait plus rapidement.

Pendant tout le printemps et l'été, on ne peut distinguer normalement qu'une seule vacuole dans les initiales de la zone cambiale. Le cytoplasme est très clair et les trabécules difficiles à voir. Cet état persiste jusqu'en septembre. A ce moment, le cytoplasme semble plus réfringent et les vacuoles moins gonflées qu'au printemps. Le rouge neutre montre alors l'existence de plusieurs petites vacuoles dans les pointes des initiales fusiformes, et une ou deux très grosses dans la région centrale des cellules (fig. 28, C). La cyclose, par ailleurs, est toujours manifeste. En octobre, l'aspect du cambium rappelle beaucoup

celui qu'il présente en février (fig. 27, *D*), par la diversité qui se manifeste dans les initiales. Un certain nombre d'entre elles ont encore une cyclose nette et des vacuoles « myéliniformes », mais qui paraissent moins gonflées qu'au printemps; d'autres cellules présentent une cyclose hésitante et saccadée, ainsi que des vacuoles aux formes irrégulières; quelques-unes ont déjà une allure hivernale : elle ne montrent plus de cyclose et les vacuoles sont nombreuses et arrondies. Le nombre de ces dernières cellules augmente progressivement et, au début de

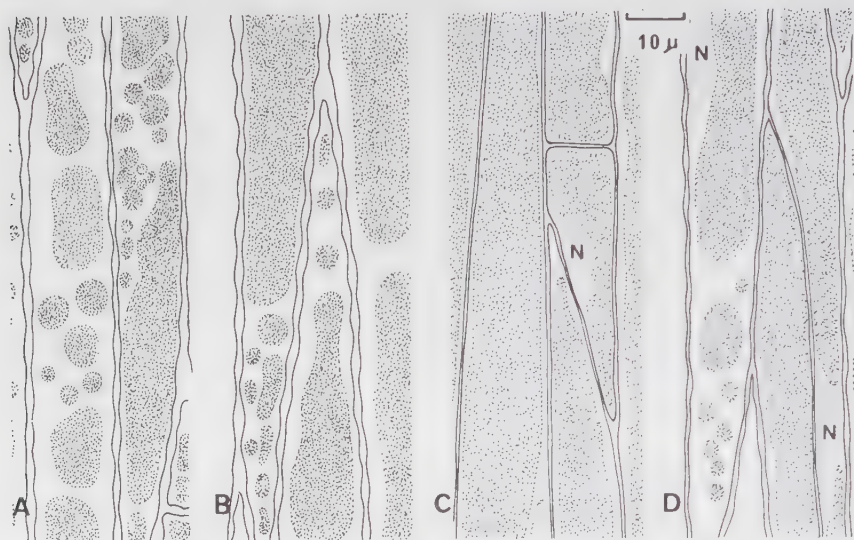


FIG. 28. — Action du rouge neutre sur les cellules cambiales à diverses époques de l'année. *N.* : noyau.

- A.** Novembre : nombreuses vacuoles de formes variées.
- B.** Février : les vacuoles confluent, sauf aux extrémités des initiales fusiformes.
- C.** Avril : une vacuole unique dans chaque cellule.
- D.** Fin août : de petites vacuoles s'isolent dans les pointes des initiales fusiformes.

L'état de petites vacuoles hivernales et le stade de formes myéliniques sont rapidement altérés par le colorant.

novembre, lorsque la plupart des feuilles sont tombées, toutes les initiales cambiales ont repris leur caractère hivernal, aussi bien les initiales radiales que les fusiformes.

Ces transformations morphologiques s'accompagnent de variations nettes de la vitesse de la cyclose. Celle-ci est nulle lorsque les vacuoles sont globuleuses, faible et saccadée pendant la transition vers la forme « myélinique », puis régulière quand cette transformation est achevée. Sa vitesse dépend alors de la température et de la saison.

Notons enfin que toutes ces modifications des vacuoles se retrouvent sensiblement identiques dans les cellules du parenchyme libérien.

Rapports avec les variations de la pression osmotique. — Sur la figure 23, nous avons reporté en même temps que les variations annuelles de la pression osmotique les aspects des vacuoles correspondant aux diverses périodes de l'année. Ceci nous montre l'existence d'un lien entre les deux phénomènes. Dans la nature, il n'y a habituellement qu'une seule vacuole lorsque la pression osmotique est inférieure à 22 atmosphères, et plusieurs vacuoles lorsqu'elle est supérieure à 24 atmosphères. Par contre, il peut exister d'importantes variations de pression osmotique sans que l'on observe de changements morphologiques des vacuoles. Diverses expériences destinées à provoquer artificiellement de telles transformations vont nous permettre de préciser l'influence que peut avoir la pression osmotique.

II. — EXPÉRIENCES CONCERNANT LES CHANGEMENTS DE FORME DES VACUOLES

Dans la nature, les transformations morphologiques des vacuoles sont réversibles. BAILEY (1930) a été le premier à les reproduire artificiellement, sans donner de précisions toutefois sur les techniques employées et sur les résultats obtenus. Nous avons repris ces expériences pour essayer de connaître les rôles respectifs de la température et de la pression osmotique dans les changements manifestés par l'appareil vacuolaire. Suivant les cas, ces expériences ont été faites soit sur des coupes, soit sur de jeunes plantes en pot, soit encore sur des rameaux isolés.

1° *Passage des vacuoles globuleuses aux vacuoles en réseau.*

A. — INFLUENCE DE LA TEMPÉRATURE

Une première série d'expériences a été effectuée sur des coupes en hiver. Celles-ci, lorsqu'elles sont placées dans une solution à peine hypotonique au cambium, montrent dans toutes les initiales des vacuoles arrondies et une cyclose nulle (fig. 29, A). Si on laisse séjourner les coupes dans cette solution à la température du laboratoire (22° C environ), on constate, au bout d'une à deux heures, que les vacuoles se déforment, s'allongent, tandis que la cyclose commence à se manifester, d'abord par des mouvements saccadés des granulations lipidiques. Ces mouvements sont bien différents des mouvements browniens, car ils se font dans une direction déterminée. Ils deviennent peu à peu plus coordonnés et dessinent une cyclose très lente. A ce moment, les vacuoles ont presque toutes pris une forme étroite et allongée, « myélinique ». La figure 29, B montre les mêmes cellules que

la figure précédente, après un séjour d'une heure trente à 22°. Il n'y a presque plus de vacuoles arrondies; lorsque le dessin a été relevé, la cyclose était nette quoique peu rapide. Si les cellules demeurent plus longtemps à 22°, la vitesse de la cyclose augmente tandis que toutes les vacuoles deviennent « myéliniformes ». Remarquons que lors de cette transformation, les vacuoles globuleuses passent directement aux vacuoles « myéliniformes », sans figures intermédiaires irrégulières comme on en trouve parfois naturellement au printemps.

Suivant la température ambiante et suivant la pression osmotique du milieu de montage, la transformation est plus ou moins rapide. Elle se

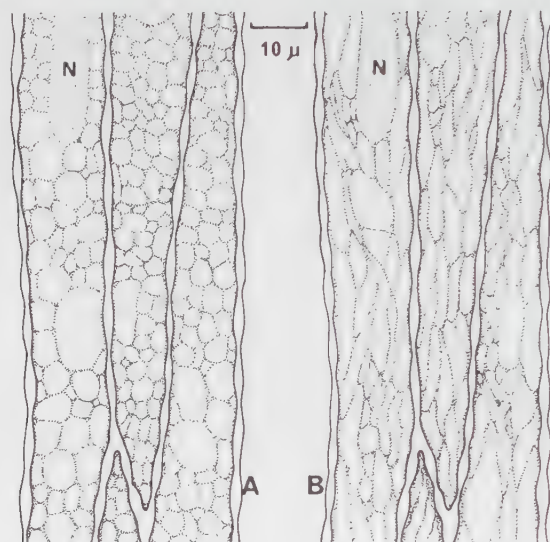


FIG. 29. — Action du réchauffement sur la forme des vacuoles en hiver (janvier). En **A**, aspect des cellules au moment du prélèvement. En **B**, les mêmes cellules après un séjour de 1 h 30 à 22° C : les vacuoles globuleuses sont devenues myéliniformes et la cyclose s'est rétablie.

fait plus facilement au moment des périodes de transition normales (c'est-à-dire au début de novembre ou en février) qu'en décembre. En plein hiver, elle est d'autant plus rapide que la température où sont placées les coupes est plus élevée. En janvier, par exemple, pour des coupes montées dans une solution de lévulose à 24 %, la cyclose se rétablit à 23° en un peu moins d'une heure dans la plupart des cellules et la reprise de la cyclose s'accompagne d'un allongement des vacuoles qui forment alors un réseau dense. A 18°, cyclose et transformations vacuolaires n'apparaissent qu'au bout de 2 à 3 heures. Enfin à 0°, il est impossible d'obtenir de tels changements. Nous avons répété plusieurs fois ces observations et nous avons toujours obtenu des résultats analogues. Le tableau VI présente d'ailleurs l'une de ces séries d'expé-

riences faites en vue d'étudier les influences relatives de la température et de la pression osmotique sur les modifications de formes des vacuoles.

Une deuxième série d'expériences concerne des branches prélevées dans le jardin en hiver et conservées dans un sac en matière plastique à la température du laboratoire. Au moment du prélèvement du rameau sur l'arbre, la cyclose est nulle et les vacuoles sont globuleuses. Après un séjour de 2 à 4 heures à 20-22°, la cyclose reprend et les vacuoles deviennent myéliniformes.

La troisième série d'expériences a été faite sur des plantes en pot, prises dans le jardin en janvier. Des coupes pratiquées sur des témoins montrent l'existence de vacuoles arrondies et l'absence de cyclose. Une partie des jeunes plants de Sycomore est alors mise dans la serre, à une température de 18-20°. Après un séjour de plusieurs heures dans la serre, les cellules cambiales présentent des vacuoles « myéliniformes » et une cyclose active, tandis que les témoins restés au jardin à une température de 5-6° ne montrent toujours pas de telles transformations.

Par conséquent, pour une pression osmotique égale ou légèrement inférieure à celle des cellules, le réchauffement à une température voisine de 20° suffit pour obtenir le rétablissement de la cyclose et le passage des vacuoles d'une forme globuleuse à une forme myélinique.

B. — INFLUENCE DE LA PRESSION OSMOTIQUE

Il est impossible, dans ce cas, d'expérimenter avec des plantes entières ou des rameaux et nous avons été obligée de nous limiter à l'observation de coupes placées, au moment de leur prélèvement sur l'arbre, dans des milieux de pression osmotique variée. Le tableau VI résume une expérience effectuée en janvier, à une époque où la pression osmotique des cellules correspondait à celle d'une solution à 1,6 M. Nous avons utilisé comme milieu soit du liquide de Ringer, qui a une faible concentration moléculaire, soit des solutions de lévulose à 6 %, 12 %, 18 % et 24 %, c'est-à-dire respectivement à M/3, 2 M/3, M et 4 M/3. Comme on peut le prévoir, après ce qui a été dit au paragraphe précédent, le comportement des cellules varie avec la température à laquelle est faite l'expérience.

A 23°, des cellules placées dans une solution de lévulose à 24 % ne montrent pratiquement pas de modifications au bout de 30 minutes environ (fig. 30, A), sauf quelques-unes d'entre elles où de faibles mouvements semblent annoncer la reprise prochaine de la cyclose. Une heure après le prélèvement, la cyclose existe, mais elle est très lente et les vacuoles ont pris un aspect myélinique, formant un réseau très dense comme le montre la figure 30, B. La cyclose devient un peu

TABLEAU VI. — REPRISE DE LA CYCLOSE ET TRANSFORMATION DES VACUOLES
EN FONCTION DE LA TEMPÉRATURE ET DE LA PRESSION OSMOTIQUE

MILIEU DE MONTAGE	DURÉE DE L'EXPÉRIENCE				
	20 à 30 minutes	1 heure	1 h 30	2 heures	4 heures
Lévulose 24 %.	0 cyclose, vacuoles globuleuses.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes serrées.			Cyclose ++, vacuoles myéliniformes serrées.
Lévulose 18 %.	Cyclose # 0, vacuoles ± étirées dans quelques cellules seulement.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes en réseau assez dense.			Cyclose ++++, vacuoles myéliniformes assez serrées.
Lévulose 12 %.	Cyclose # 0 et vacuoles ± myéliniformes dans 50 % des cellules.	Cyclose ++, vacuoles myéliniformes un peu gonflées.			Cyclose ++++, vacuoles myéliniformes assez gonflées.
Lévulose 6 %.	Cyclose +, vacuole ± gonflées.	Cyclose ++, vacuoles gonflées.			Cyclose ++++, vacuoles très grosses.
Ringer.	Cyclose ++, vacuoles myéliniformes.	Cyclose ++++, vacuoles myéliniformes gonflées.			Cyclose ++++, vacuoles très grosses.
Lévulose 24 %.	0	0	0	Cyclose # 0, vacuoles ± étirées.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes serrées.
Lévulose 18 %.	0	0	Cyclose # 0, vacuoles étirées.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes.	Cyclose ++++, vacuoles myéliniformes.
Lévulose 12 %.	0	Cyclose +, vacuoles myéliniformes dans 25 % des cellules seulement.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes ± gonflées.	Cyclose ++++, vacuoles ± gonflées.

TEMPÉRATURE : 23°.

TEMPÉRATURE : 18°.

TEMPÉRATURE : 0°.	Lévulose 6 %.	0	Cyclose +, vacuoles myéliniformes dans 25 % des cellules seulement.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes gonflées.	Cyclose +++ vacuoles très grosses.
	Lévulose 24 %.	0	0	0	0	0
	Lévulose 18 %.	0	0	0	Cyclose # 0, vacuoles ± globuleuses.	Cyclose # 0, vacuoles myéliniformes dans une partie des cellules.
	Lévulose 12 %.	0	0	Cyclose # 0, vacuoles ± globuleuses.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes dans 25 % des cellules.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes ± gonflées.
	Lévulose 6 %.	0	0	Cyclose # 0, vacuoles ± globuleuses.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes dans 50 % des cellules.	Cyclose +, vacuoles ± gonflées.
	Ringer.	0	Cyclose # 0, vacuoles ± étirées.	Cyclose # 0, vacuoles ± myéliniformes.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes.	Cyclose +, vacuoles myéliniformes ± gonflées.

plus rapide lorsque l'expérience se poursuit, mais les vacuoles conservent la même allure (fig. 30, C).

Dans une solution de lévulose à 18 %, un changement se manifeste déjà dans une partie des cellules 30 minutes après le début de l'expérience : la cyclose y est encore à peine sensible, mais les vacuoles perdent leur forme globuleuse et commencent à fusionner en un réseau très serré (fig. 31, A). Dans d'autres cellules, cependant, aucune modification ne peut se déceler. Il faut près d'une heure pour que la cyclose se rétablisse partout; le réseau vacuolaire est alors assez dense (fig. 31, B). Après 4 heures de séjour dans une solution à 18 % de lévulose, la cyclose est rapide et les vacuoles « myéliniformes » sont assez serrées, mais elles paraissent néanmoins un peu plus gonflées qu'après un séjour de même durée dans une solution à 24 %.

Trente minutes passées dans une solution à 12 % suffisent pour qu'une cyclose nette et la transformation des vacuoles globuleuses en vacuoles « myéliniformes » soient visibles dans la moitié des cellules (fig. 32, A). Au bout d'une heure, la cyclose est encore assez lente, mais toutes les cellules présentent des vacuoles allongées, qui apparaissent comme gonflées au centre des initiales, tandis qu'elles restent étroites et serrées dans les pointes (fig. 32, B). La vitesse de la cyclose

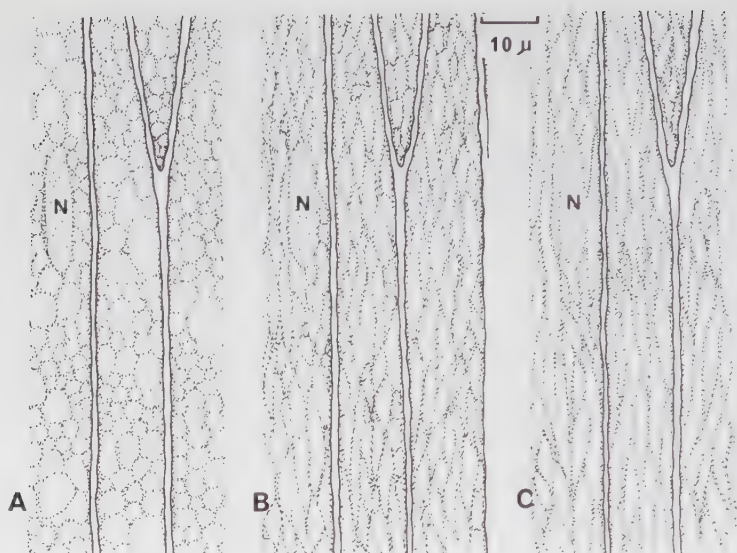


FIG. 30. — Actions combinées du réchauffement et de l'abaissement de la pression osmotique sur la forme des vacuoles (observations vitales). L'état initial des cellules est semblable à celui de la figure 29 A.

I. Aspect des vacuoles dans les initiales fusiformes après 30 minutes (A), 1 heure (B) et 4 heures (C) de séjour dans une solution de lévulose à 24 %, à 23° C.

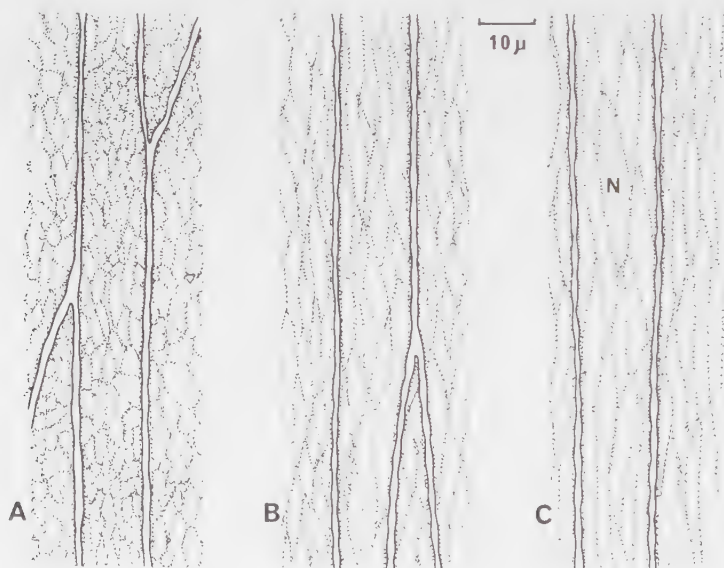


FIG. 31. — Actions combinées du réchauffement et de l'abaissement de la pression osmotique sur la forme des vacuoles.

II. Aspect des vacuoles des initiales fusiformes après 30 minutes (A), 1 heure (B) et 4 heures (C) de séjour dans une solution de lévulose à 18 %, à 23° C. La transformation en formes myéliniques est plus rapide que dans la lévulose à 24 %.

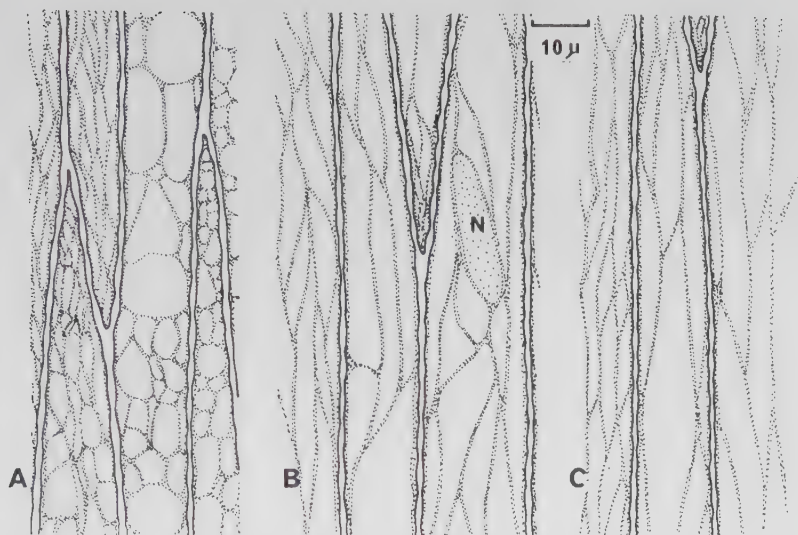


FIG. 32. — Actions combinées du réchauffement et de l'abaissement de la pression osmotique sur la forme des vacuoles.

III. Aspect des vacuoles après un séjour de 30 minutes (A), 1 heure (B) et 4 heures (C) dans une solution de lévulose à 12 % à 23° C. Réseau myéliniforme plus lâche que dans le cas de la figure 31.

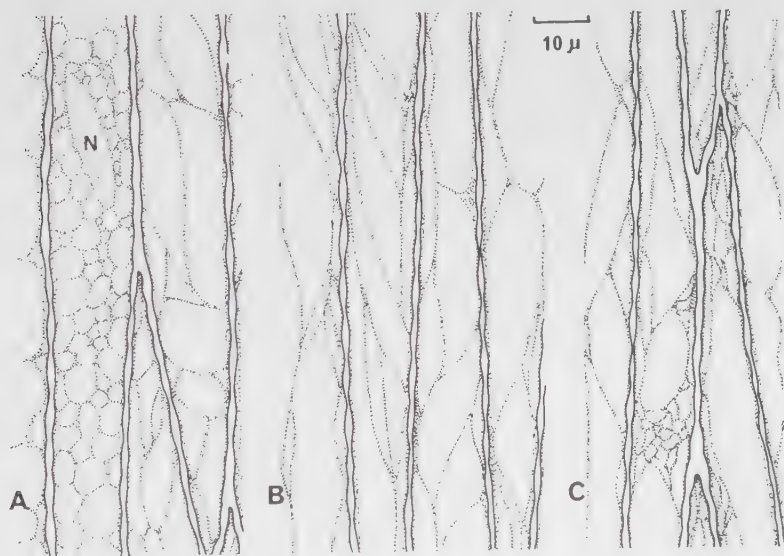


FIG. 33. — Actions combinées du réchauffement et de l'abaissement de la pression osmotique sur la forme des vacuoles.

IV. Aspect des vacuoles des initiales fusiformes après un séjour de 30 minutes (A), 1 heure (B) et 4 heures (C) dans une solution de lévulose à 6 % à 23° C. Accentuation des phénomènes observés dans la solution à 12 % ; formation d'îlots réticulés plus serrés.

augmente lorsque l'expérience se poursuit pendant 2 ou 3 heures, mais le réseau vacuolaire conserve cet aspect assez lâche (fig. 32, C).

Les coupes placées dans une solution de lévulose à 6 % ne montrent, au bout de 25 minutes, que quelques cellules qui n'ont pas subi de transformations; dans d'autres initiales, la cyclose est très lente, mais les vacuoles y semblent gonflées, de formes plutôt irrégulières; d'autres enfin ont des vacuoles en réseau assez lâche et une cyclose lente mais nette (fig. 33, A). Une heure après le début de l'expérience, la cyclose est déjà plus rapide et toutes les cellules présentent un réseau de vacuoles lâche (fig. 33, B). Au bout de 4 heures, la cyclose est rapide et les vacuoles semblent très gonflées. Cependant, entre les grosses vacuoles se trouvent des groupes de petites vacuoles très serrées, séparées par un enchevêtrement de trabécules cytoplasmiques (fig. 33, C).

C'est lorsque les coupes sont placées dans une solution de Ringer que la cyclose réapparaît le plus vite, en 10 à 15 minutes. Au bout de 20 minutes seulement, toutes les cellules montrent une cyclose assez rapide et des vacuoles « myéliniformes » assez serrées (fig. 34, A). Après une heure de séjour dans le liquide de Ringer, la cyclose est réellement rapide et les vacuoles très allongées constituent un réseau lâche (fig. 34, B). Si ce séjour se prolonge plusieurs heures, les vacuoles semblent confluer en partie. Une coloration vitale au rouge neutre faite 24 heures après que les coupes aient été placées dans la solution de Ringer indique la présence d'une ou de plusieurs très grosses vacuoles, accompagnées souvent de groupes de petites vacuoles, surtout dans les extrémités des initiales fusiformes (fig. 34, C).

Ces observations, faites à 23°, montrent l'influence de la pression osmotique sur la forme des vacuoles, mais les changements se font rapidement à cette température et l'influence de la pression osmotique sur la vitesse avec laquelle se transforment les vacuoles globuleuses n'est pas très nette. Elle se voit mieux à 18° par exemple : à cette température, le rétablissement de la cyclose et les modifications vacuolaires demandent près d'une heure pour apparaître dans une partie au moins des cellules placées dans des solutions de lévulose à 6 ou 12 %, une heure trente pour les cellules mises dans une solution à 18 % et au moins deux heures pour les coupes montées dans une solution à 24 %.

A 0°, l'influence de la pression osmotique est encore plus marquée : les mouvements saccadés précédant le rétablissement de la cyclose régulière apparaissent après une heure de séjour dans le liquide de Ringer, une heure trente dans une solution à 6 ou à 12 % de lévulose, plus de 2 heures pour la solution à 18 % et, dans ce dernier cas, la cyclose n'existe toujours que dans une partie des cellules 4 heures après la coupe. Quant aux échantillons placés dans une solution à 24 %, de pression osmotique assez voisine de celle des cellules, ils ne manifestent ni cyclose, ni transformation des vacuoles, même après trois jours dans le réfrigérateur. Si, au bout de ce laps de temps, les coupes sont réchauffées à 20°, tout en demeurant dans la même solution de lévu-

lose à 24 %, on observe le passage des vacuoles de la forme globuleuse à la forme myélinique en 1 à 2 heures.

Nous pouvons donc dire que, même à basse température, un abaissement de la pression osmotique provoque la reprise de la cyclose et la transformation des vacuoles.

Dans toutes les expériences précédentes, comme dans les phénomènes naturels que nous avons observés, nous constatons toujours un lien étroit entre les transformations vacuolaires et les mouvements de

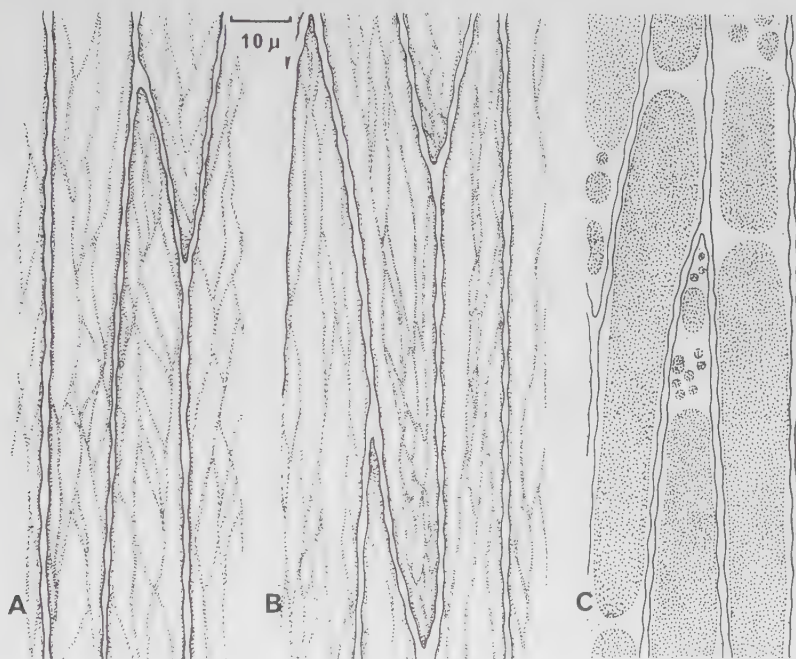


FIG. 34. — Actions combinées du réchauffement et de l'abaissement de la pression osmotique sur la forme des vacuoles.

V. Aspect des vacuoles après 30 minutes (A) et 1 heure (B) de séjour dans une solution de Ringer à 23° C. En C, aspect pris par les vacuoles après coloration au rouge neutre à la suite d'un séjour de 24 heures dans le liquide de Ringer. (Comparer à la figure 28, A.)

cyclose. La reprise de celle-ci semble bien être le facteur immédiat qui permet les changements de forme des vacuoles. Mais ces changements peuvent se produire avant qu'une cyclose régulière soit rétablie, lorsque les mouvements cytoplasmiques sont encore faibles, saccadés, incohérents et ne se manifestent qu'en certains points des cellules. Lorsque la transformation des vacuoles s'est produite dans toute la cellule et que la cyclose est redevenue normale, les vacuoles « myéliniformes » apparaissent toujours, en hiver et dans des milieux presque isotoniques aux cellules, comme étroites et constituant un réseau serré à l'intérieur

de la cellule. Cet aspect est assez analogue à celui que présentent spontanément les initiales cambiales en février lorsque la température extérieure est élevée pour la saison et que la pression osmotique des cellules est encore grande, mais il est différent du réseau lâche de vacuoles que l'on observe naturellement en mars quand la pression osmotique est déjà descendue au-dessous de 24 atmosphères. D'autre part, lors du passage des vacuoles d'une forme globuleuse à une forme myélinique par réchauffement soit de coupes conservées dans un milieu de forte tonicité, soit de jeunes plantes ou de rameaux, on ne voit jamais de formes intermédiaires des vacuoles comme cela se produit en mars dans la nature. De telles formes intermédiaires, irrégulières, ne se rencontrent expérimentalement que lorsque l'on place les coupes dans un milieu nettement hypotonique, une solution à 6 % de lévulose par exemple : ces formes irrégulières, gonflées, correspondent sans doute à des vacuoles assez hydratées et, en fait, nous ne les voyons apparaître spontanément dans les cellules que lorsque la pression osmotique de celles-ci devient inférieure à celle d'une solution à 1,2 M/litre (29 atmosphères).

2° Fragmentation de la vacuole unique et retour à la forme globuleuse des vacuoles.

La transformation des vacuoles globuleuses en vacuoles myéliniformes est aisée à obtenir. Dans certains cas, on peut même arriver jusqu'à la fusion de celles-ci en une vacuole unique. Le phénomène inverse est beaucoup plus difficile à provoquer et nos nombreux essais se sont souvent soldés par des échecs.

A. — ACTION DE LA PRESSION OSMOTIQUE

Comme pour la transformation inverse, cette action ne peut s'étudier que sur des coupes. Nous avons alors successivement opéré soit avec des solutions légèrement hypertoniques, soit avec des milieux très fortement hypertoniques.

Des solutions faiblement hypertoniques permettent d'augmenter artificiellement la pression osmotique des cellules en utilisant le phénomène d'anatonose qu'elles manifestent spontanément, nous l'avons dit, à certaines époques de l'année, de août à mars. Par exemple, en septembre, les initiales cambiales possèdent plusieurs grosses vacuoles et leur pression osmotique est de l'ordre de 22 atmosphères. Après 48 heures de séjour à 20° dans une solution d'hexose à 25 % ($P_0 = 34$ atmosphères), la plasmolyse a presque totalement régressé, mais nous n'observons pas de transformation des vacuoles en vacuoles

globuleuses. Il en est de même si nous plaçons les coupes à basse température, 0° par exemple. Nous avons répété ces expériences en automne et en hiver sur des coupes traitées au préalable de manière à présenter des vacuoles « myéliniformes », et nous n'avons en aucun cas constaté le retour des vacuoles à une forme globuleuse.

Une très forte plasmolyse provoque la fragmentation de la vacuole unique de certaines cellules en vacuoles plus petites de formes variées : granuleuses, filamenteuses ou réticulaires. De tels résultats ont été obtenus par GUILLIERMOND (1926 et 1933) sur des cellules épidermiques de pétales de Tulipe et sur des filaments de *Saprolegnia*, ainsi que par KÜSTER (1926) sur les cellules épidermiques du bulbe d'Oignon. Nous avons voulu voir si les cellules cambiales se comportaient de la même manière et si, le cas échéant, il pouvait se former des vacuoles globuleuses.

Au printemps, alors que le début de la plasmolyse du cambium est obtenu pour des solutions d'hexose à 0,5 M, nous avons plongé les coupes pendant quelques secondes dans une solution à 1,1 M. On provoque ainsi une très forte plasmolyse. Les pièces sont mises ensuite dans un milieu légèrement hypotonique (0,33 M). Dans ces conditions, la déplasmolyse est longue et il faut près d'une heure pour que l'appareil vacuolaire revienne à son état primitif, c'est-à-dire qu'il soit de nouveau constitué d'une seule vacuole par cellule. La cyclose ne semble pas affectée par le traitement subi, et continue pendant toute la durée

de l'expérience. Au cours de la déplasmolyse, les cellules ne contiennent plus une seule mais plusieurs vacuoles de formes irrégulières souvent myéliniques, surtout dans les extrémités des initiales fusiformes (fig. 35). Nous assistons donc à la fragmentation de la vacuole unique en un réseau d'allure myélinique, mais il ne se forme pas de vacuoles globuleuses. En automne et en hiver, des expériences analogues ont été faites sur des coupes après réchauffement et reconstitution de vacuoles « myéliniformes » à partir de vacuoles globuleuses, mais sans jamais pouvoir obtenir la transformation inverse des vacuoles « myéliniformes » en vacuoles globuleuses.



FIG. 35. — Fragmentation de la vacuole unique en juin, sous l'action de solutions hypertoniques. Dessins pris sur le vivant, à la fin de la déplasmolyse. (Voir texte.)

B. — ACTION DE LA TEMPÉRATURE

Dans ce cas, nous avons pu expérimenter soit sur des coupes, soit sur des plantes en pot. *En expérimentant avec des coupes*, nous espérions qu'un abaissement sensible de la température serait suffisant pour provoquer la réapparition de vacuoles globuleuses. Nous avons tenté de l'obtenir à diverses époques de l'année, avec des coupes placées dans une solution sensiblement isotonique aux cellules. Celles-ci, suivant la saison, ou bien présentaient naturellement une vacuole unique ou un réseau lâche, ou bien avaient été réchauffées auparavant jusqu'à l'établissement de la cyclose et la formation de vacuoles « myéliniformes ». Ces coupes ont été ensuite placées à une température voisine de 0°. La cyclose s'arrête alors, pour reprendre d'ailleurs lorsque les coupes sont réchauffées; mais nous n'avons jamais vu les vacuoles devenir globuleuses, même après un séjour de plusieurs jours à —9°.

Les expériences faites sur des plantes en pot ont été de deux sortes suivant la saison et l'état naturel où se trouvaient les tissus. Au printemps ou à la fin de l'été, quand les cellules présentent normalement une cyclose et des vacuoles en réseau, nous avons placé quelques jeunes Sycomores de 4 à 6 ans dans une chambre froide à 4° pourvue d'un éclairage artificiel, mais nous n'avons pas constaté de transformation du réseau vacuolaire en vacuoles globuleuses, du moins pas avant celles des témoins demeurés en plein air. En hiver, nous avons recommencé l'expérience avec de jeunes plants ayant séjourné pendant une quinzaine de jours dans une serre à 20°. A ce moment-là, toutes les plantes présentaient, dans le cambium et les tissus voisins, des vacuoles « myéliniformes ». Ces plantes furent alors placées dans la chambre froide à 4°. Des coupes pratiquées au bout de 8 jours dans les tiges des jeunes Sycomores montraient que dans 50 % environ des cellules, les vacuoles étaient redevenues globuleuses.

C. — ACTION DU ROUGE NEUTRE

En expérimentant avec des coupes de tiges, il nous est cependant arrivé d'observer la formation de vacuoles globuleuses en présence de rouge neutre, mais de façon tout à fait exceptionnelle.

En octobre, des coupes conservées pendant plusieurs heures au laboratoire dans une solution de Ringer ont été transférées dans une solution semblable contenant un peu de rouge neutre. Au début de la coloration, les cellules cambiales montraient des vacuoles allongées ou irrégulières, très faiblement teintées en orangé (fig. 36, A) : ces formes vacuolaires étaient semblables à celles observées dans les cellules avant

la coloration. Assez brusquement, au bout d'un quart d'heure environ, les vacuoles sont devenues rondes en même temps que la coloration augmentait d'intensité (fig. 36, C). Ce changement s'est produit en 2 ou 3 minutes, mais il nous semble qu'il ne s'agit pas là d'un passage réel à la forme hivernale globuleuse des vacuoles, mais plutôt d'une réaction des cellules au rouge neutre : en présence de ce produit, les vacuoles ont toujours tendance à prendre un aspect arrondi.

Ces trois séries d'expériences montrent que la pression osmotique du milieu a une influence sur le nombre des vacuoles, mais que seules les basses températures provoquent, dans certaines conditions physio-

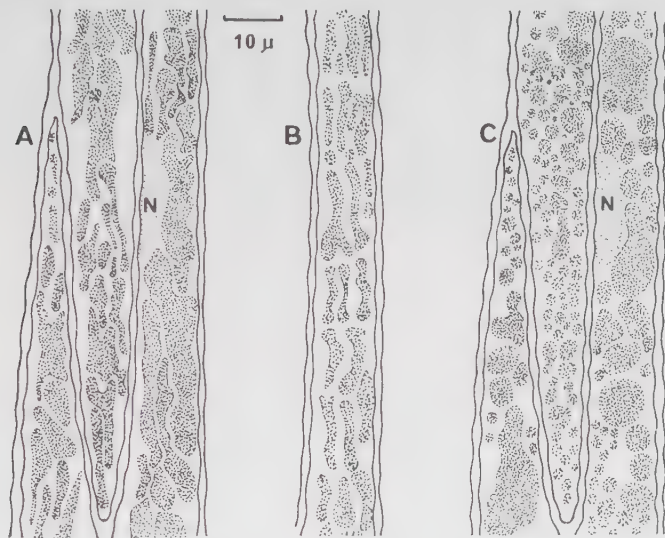


FIG. 36. — Modifications spontanées de la forme des vacuoles colorées par l'action de solutions étendues de rouge neutre (octobre). Les figures A, B et C représentent les divers aspects des vacuoles dans les mêmes cellules observées successivement à quelques minutes d'intervalle. La forme C (vacuoles globuleuses) est stable. N. : noyau.

logiques seulement, l'apparition de vacuoles globuleuses. En ce cas, on peut dire que les températures basses et les températures élevées ont une influence inverse sur la forme des vacuoles.

La question se pose alors de savoir pourquoi nous n'avons pu obtenir le retour à une forme globuleuse des vacuoles que lorsque nous expérimentions avec des plantes entières et primitivement en état de repos hivernal, et pourquoi nous n'avons jamais pu observer ce phénomène sur des coupes à quelque époque de l'année et dans quelques conditions que ce soit.

Le passage expérimental de la forme globuleuse à la forme « myélinique » des vacuoles entraîne des modifications cytoplasmiques qui ne

sont pas immédiatement réversibles. La réversion paraît exiger que les cellules retrouvent, pendant longtemps, les conditions *naturelles* auxquelles elles sont soumises *dans la plante intacte*.

Ceci laisse présager qu'en dehors de l'action facilement perceptible de la température et de la pression osmotique, d'autres influences, soit externes comme la photopériode, soit internes comme des facteurs hormonaux, interviennent dans la nature pour provoquer les modifications saisonnières de la forme des vacuoles. Nous n'avons pu aborder, pour des raisons techniques, l'étude du rôle de la photopériode, mais ce rôle nous paraît très vraisemblable, étant donné l'action de la photopériode sur l'établissement et la levée de la dormance. Cependant, à ces facteurs purement physiques et extérieurs, photopériode et température, doivent se superposer des actions hormonales en particulier lors du passage à l'état de repos. PHILLIPS et WAREING (1958) ont d'ailleurs mis en évidence, chez le Sycomore justement, la formation d'inhibiteurs de croissance dans les feuilles en été et leur passage en automne dans la tige et les bourgeons. Il se pourrait que de telles substances soient indispensables pour provoquer le retour des vacuoles elles-mêmes à l'état de repos, c'est-à-dire à la forme globuleuse.

III. — CONCLUSIONS

L'observation des changements annuels normaux de la pression osmotique et de la forme des vacuoles, jointe à une étude expérimentale de ce dernier phénomène, permet de dire que la pression osmotique et la température ont l'une et l'autre une action sur la cyclose et sur l'aspect des vacuoles. Ces deux facteurs, dont l'influence normalement se complète, jouent tour à tour un rôle prépondérant suivant les conditions expérimentales. Il est vraisemblable qu'à ces actions s'ajoutent, dans le cycle annuel des plantes, celles d'autres facteurs soit externes (photopériode...), soit internes (hormones...), mais l'étude de leur influence dépassait le cadre de nos possibilités matérielles.

Nos recherches sur les transformations saisonnières et réversibles des vacuoles dans le cambium du Sycomore confirment et précisent celles que BAILEY a publiées sur le cambium d'autres espèces. Remarquons, en particulier, que chez l'*Acer pseudoplatanus*, la forme de transition des vacuoles lors de la reprise ou de l'arrêt de l'activité cambiale est toujours la forme « myélinique ». Il peut s'intercaler en outre, entre la forme arrondie et la forme « myélinique », un stade où les vacuoles présentent un aspect plus ou moins irrégulier (cf. fig. 27, B). D'autre part, comme BAILEY (1930), nous avons constaté que les cellules cambiales sont plus fragiles au printemps. Mais cette fragilité nous semble provenir uniquement de la minceur plus grande des membranes qui se trouvent plus facilement lésées lors du prélèvement. Il ne s'agit pas

d'un caractère physiologique des cellules, car, si les prélèvements sont faits avec précautions, on peut ensuite manipuler les coupes aussi aisément qu'en période de repos. Des traitements violents comme une très forte plasmolyse ou le séjour au froid (aux environs de 0° C) pendant plusieurs semaines semblent presque aussi bien supportés par les cellules du cambium actif que par celles du cambium dormant.

Enfin, nos observations purement qualitatives sur les variations saisonnières que manifeste la cyclose dans les cellules cambiales correspondent aux variations de la vitesse des courants cytoplasmiques, telles qu'elles ont été mesurées par THIMANN et KAUFMANN (1957) dans le cambium de Pin.

CHAPITRE IV

ÉVOLUTION HISTOCHIMIQUE ET CYTOLOGIQUE DES CELLULES CAMBIALES ET DE LEURS DÉRIVÉES

I. — LES LIPIDES CAMBIAUX

Lors des observations vitales du cambium, les granulations lipidiques se reconnaissent facilement grâce à leur forte réfringence. Elles peuvent être colorées par le rouge Soudan III sur le vivant, ou par le noir Soudan B ou le bleu BZL après fixation au formol. Nous avons en général préféré le bleu BZL, qui confère une belle teinte bleue aux lipides, au noir Soudan qui a parfois l'inconvénient d'empâter un peu les chloroplastes. Sur les coupes, la zone cambiale tranche sur les tissus voisins, phloème et xylème, par sa grande richesse en lipides (Pl. II, fig. 2 et 3). Ceci est particulièrement net en hiver, car, à cette saison, les granulations lipidiques semblent plus abondantes qu'au printemps. Nous avons voulu préciser cette variation annuelle de la teneur en lipides du cambium, et essayer, d'autre part, de déterminer leur nature.

1° Variations saisonnières de la teneur en lipides.

L'observation vitale montre la présence constante de granulations lipidiques dans le cambium tout au long de l'année, mais elles paraissent moins abondantes et plus petites au printemps qu'en automne et en hiver. Les colorations au noir Soudan ou au bleu BZL donnent les mêmes résultats, mais sans permettre une comparaison très précise, car en avril et en mai, les coupes à congélation se déchirent au niveau du cambium et les lambeaux recueillis à la sortie du bain colorant sont assez difficiles à interpréter. Pour pallier cet inconvénient, nous avons eu recours à l'inclusion à la paraffine après fixation au liquide de Meves. Depuis le mois d'août jusqu'en mars (Pl. III, fig. 4), les lipides apparaissent comme des grains gris très abondants dans toute la zone

cambiale. Leur densité est sensiblement la même sur les coupes à la paraffine que sur celles à congélation colorées au bleu BZL ou sur celles faites sur le vivant. En avril et en mai (Pl. III, fig. 1), on ne distingue pratiquement plus rien sur les coupes à la paraffine : les granulations lipidiques, petites et peu nombreuses, résistent sans doute assez mal aux divers bains d'alcool et de toluène, même après l'action de l'acide osmique du fixateur de Meves; il est possible aussi qu'une modification de la nature des lipides se produise à cette époque. Il faut attendre la fin de juin pour que des lipides puissent être de nouveau décelés dans le cambium par cette technique (Pl. III, fig. 2). Ils sont encore peu nombreux, mais les granulations lipidiques grossissent en juillet (P. III, fig. 3) et deviennent abondantes en août (Pl. III, fig. 4). A cette époque, comme en hiver, la densité des corps gras dans les initiales est sensiblement la même après fixation au liquide de Meves que lors des observations vitales. Des réserves lipidiques s'accumulent donc en été dans le cambium et y demeurent tout l'hiver; elles sont en grande partie utilisées au printemps, lorsque reprend l'activité de la zone génératrice.

2° Identification histochimique des lipides.

Les réactions colorées étudiées isolément ou les caractères optiques seuls ne permettent pas toujours de déterminer de façon certaine la nature des lipides étudiés. Mais l'ensemble des indications fournies par ces deux méthodes et leur comparaison peuvent conduire à des conclusions suffisamment précises.

A. — CARACTÈRES OPTIQUES

Certains lipides, tels que les stérides et les lipines, présentent en lumière polarisée une forte biréfringence, soit lorsqu'on les examine directement sur le vivant, soit seulement après montage dans le sirop de lévulose. Ce n'est pas le cas des lipides cambiaux d'*Acer pseudo-platanus*. LISON (1953) estime que l'absence totale de biréfringence est sinon une preuve absolue, du moins une forte présomption de l'absence de stérides et de lipines. Il y a donc de grandes chances pour que les lipides du cambium de Sycomore soient des glycérides ou des acides gras.

B. — RÉACTIONS COLORÉES

La réaction de Smith-Dietrich, qui permet de caractériser les phospholipides, s'est toujours révélée négative sur notre matériel, que ce soit après fixation au formol neutre ou bien au bichromate, suivant la tech-

nique indiquée par SALMON (1946). De même, la *réaction de Liebermann*, ainsi que celle à la *digitonine*, caractéristiques des stérides, ne nous ont donné aucun résultat. Ceci ne permet pas de conclure de façon définitive à l'absence de stérides ou de phospholipides, mais laisse plutôt supposer la présence de glycérides ou d'acides gras.

L'emploi du *sulfate de bleu de Nil*, en suivant la technique de CAIN, permet de distinguer les corps gras neutres qui prennent ainsi une teinte rose, des acides gras qui se colorent en bleu. Dans le cambium, ce réactif donne une couleur rose pâle dans les initiales fusiformes, et rouge violacé dans les initiales radiales avec, çà et là, quelques rares granulations bleues. Il s'agit donc surtout de lipides neutres.

Le *réactif nadi* est en général utilisé pour rechercher les oxydases, mais il confère, sur le matériel frais, une teinte bleu violacé aux corps gras non saturés, les lipides saturés restant incolores. Avec le mélange nadi, nous obtenons une coloration violette dans les initiales radiales et bleu violacé dans les initiales fusiformes, indiquant donc la présence de lipides non saturés.

La *technique de Feulgen-Verne* (réaction plasmale) qui décèle la présence d'aldéhydes grasses s'est montrée légèrement positive dans les initiales radiales, sans toutefois donner de coloration rose caractéristique dans les initiales fusiformes. Cette différence se retrouve que l'on opère avec du matériel frais ou avec des pièces fixées auparavant au sublimé.

C. — CONCLUSIONS

Aucune des réactions histochimiques que nous venons de rapporter, pas plus que les caractères optiques ne permettent de conclusions absolument certaines. Cependant, si nous confrontons cet ensemble d'observations avec la clé dichotomique de détermination histochimique des lipides donnée par LISON (1953), nous sommes amenée à penser qu'il s'agit essentiellement de glycérides non saturés. Ceux-ci sont accompagnés d'aldéhydes grasses dans les initiales radiales. Cette présence suffit sans doute à expliquer que, dans ces dernières cellules, certaines réactions colorées, après le mélange nadi ou le sulfate de bleu de Nil, soient différentes de celles que l'on observe dans les initiales fusiformes.

A aucun moment, nous n'avons pu mettre en évidence, par ces techniques cytochimiques, un changement dans la nature des lipides cambiaux au printemps, changement qui expliquerait que nous constations en avril, mai et juin, leur peu de résistance à l'alcool et au toluène, après traitement à l'acide osmique.

II. — LE CHONDRIOME ET LES PLASTES DANS LES CELLULES CAMBIALES ET LEURS DÉRIVÉES

Certaines cellules végétales possèdent un chondriome, visible sans fixation ni coloration soit à l'aide d'un microscope ordinaire, soit avec celle d'un microscope à contraste de phase. Il n'en est pas de même pour le cambium de l'*Acer pseudoplatanus*. Les essais de coloration vitale du chondriome, dans cette espèce, tant par le vert janus que par le violet cristal, se sont révélés décevants. Notre étude a donc été faite essentiellement sur du matériel fixé au liquide de Regaud et coloré par l'hématoxyline. Les fixations des cellules cambiales et de leurs dérivées ne sont pas toujours très bonnes, car le mélange formol-bichromate pénètre assez difficilement dans ces tissus, surtout aux extrémités des cellules. Dans ces régions, en effet, qui sont enserrées entre des membranes parfois épaisses, le cytoplasme est souvent plus dense : l'observation vitale nous a montré que les vacuoles pouvaient y être plus petites et que la cyclose, moins rapide, y accumulait des globules lipidiques. Ceci est à rapprocher des observations de COCKERHAM sur ce même matériel : cet auteur signale qu'après fixation à l'alcool, le contenu cellulaire apparaît plus granuleux et plus dense dans les pointes des initiales.

En ce qui concerne les plastes, l'observation vitale et la coloration par le réactif iodo-ioduré permettent de compléter heureusement l'étude faite sur le matériel fixé.

D'autre part, pour ce travail sur les variations annuelles du chondriome, comme pour ce qui précède, nous nous sommes en général limitée à des rameaux âgés de 1 à 3 ans. Nous n'avons pas trouvé de différences très marquées dans la structure cellulaire de branches d'âges différents. Par exemple, la figure 49 montre des portions de zone cambiale d'entrenœuds prélevés sur la même branche le même jour et âgés respectivement de 1, 2 et 3 ans : ces tissus sont sensiblement identiques. Toutefois, là encore, les modifications saisonnières du chondriome ne sont pas simultanées dans tous les rameaux d'un arbre, même s'ils sont d'âge identique, mais les variations individuelles qui peuvent se produire affectent de manière semblable l'ensemble des caractères des cellules cambiales : activité génératrice, pression osmotique, état cytologique des vacuoles et du chondriome.

1° Les variations saisonnières du chondriome et des plastes.

A. — CHONDRIOME ET PLASTES EN HIVER

En *janvier*, les initiales fusiformes constituent une couche de deux ou trois assises cellulaires entre le xylème de l'été précédent et le phloème. Dans le cambium, aussi bien que dans les cellules vivantes

des tissus voisins, le cytoplasme est assez sidérophile, surtout dans la zone génératrice et le phloème, et présente un aspect spumeux dû à l'existence de nombreuses petites vacuoles. En vue tangentielle, les cellules de la zone cambiale et du phloème ont des parois épaissies de façon inégale, ce qui leur donne un aspect « en chapelet » caractéristique et déjà souvent décrit. Ces membranes sont plus épaisses et leurs renflements sont nettement moins réguliers dans le phloème, surtout le phloème âgé, que dans la zone cambiale. Dans toutes ces cellules, comme dans les fibres ligneuses et le parenchyme vasculaire vertical, le chondriome est constitué d'éléments courts qui sont soit des mitochondries isolées ou jumelées, soit de petits bâtonnets. Ça et là, se rencontrent des chondriosomes un peu plus allongés, surtout dans les cellules différenciées (fig. 38). Des proplastides ou de jeunes plastides aux formes variées se voient parfois en assez grand nombre dans la zone cambiale. Ils sont plus fréquents et plus gros dans l'assise de cellules située immédiatement contre le bois de l'été précédent (fig. 37, C), et ils affectent des formes très diverses : en haltères, en casque, en couronne. Les cellules plus voisines du phloème contiennent nettement moins de proplastides (fig. 37, A). Il est rare, de toute façon, de pouvoir y déceler de l'amidon aussi bien après action du réactif iodo-ioduré, qu'en utilisant la technique de Mac Manus. En aucun cas, ces plastides ne sont chlorophylliens. Dans les dernières cellules libériennes différenciées à la fin de l'été précédent, les plastides sont encore peu nombreux, mais renferment un peu d'amidon (fig. 38, A). Les cellules du parenchyme libérien âgé possèdent des plastides gros, assez abondants et bien différenciés en plastides chlorophylliens et amyli-fères (fig. 38, B). Les gros plastides amyli-fères sont très nombreux dans le parenchyme périvasculaire du xylème, un peu moins dans les fibres (fig. 38, D et C).

Les initiales radiales ont en général un cytoplasme plus chromophile que celui des initiales fusiformes. Les vacuoles sont également nombreuses et petites; les noyaux sont ovoïdes ou presque sphériques (5 à 11 μ de longueur sur 3 à 5 μ de largeur) et renferment 1 ou 2 nucléoles de 1 à 1,5 μ de diamètre. Les chondriosomes sont également courts; mais, contrairement aux initiales fusiformes, il existe des chloroplastes, bien visibles sur le vivant; ils contiennent en général de l'amidon comme le montrent les coupes traitées au Lugol (fig. 37, D), mais on peut trouver en outre des plastides amyli-fères non chlorophylliens. Leucoplastes amyli-fères et chloroplastes sont également nombreux et plus gros dans le parenchyme horizontal du phloème ou du xylème. Dans ces cellules, le chondriome est également court. En outre, des tanins se rencontrent souvent dans les rayons libériens.

Au cours d'un hiver normal, les caractères cytologiques des cellules se modifient lentement, mais ces changements s'accroissent en février. Dans la zone cambiale, les jeunes plastides des initiales fusiformes semblent de plus en plus nombreux et différenciés, surtout dans l'assise cellulaire située contre le xylème (fig. 39, A). Il est parfois possible d'y déceler maintenant de l'amidon. En même temps, ou



FIG. 37. — Initiales cambiales en vue tangentielle. **A, B, C** : Regaud; hématoxyline. (5 janvier.)

A. Cellules cambiales contre le phloème.

B. Initiales situées au centre de la zone cambiale.

C. Cellules voisines du xylème.

Noter l'augmentation du nombre et de la taille des proplastes (*p.*) lorsque l'on se rapproche du xylème; *p. a.* : plastes amylifères.

D. Initiales radiales traitées par le Lugol après une coupe à main levée et montrant les plastes chlorophylliens (*p. ch.*) et les grains d'amidon (*a.*) (en noir).

Le noyau (*N*) se devine dans une des cellules.

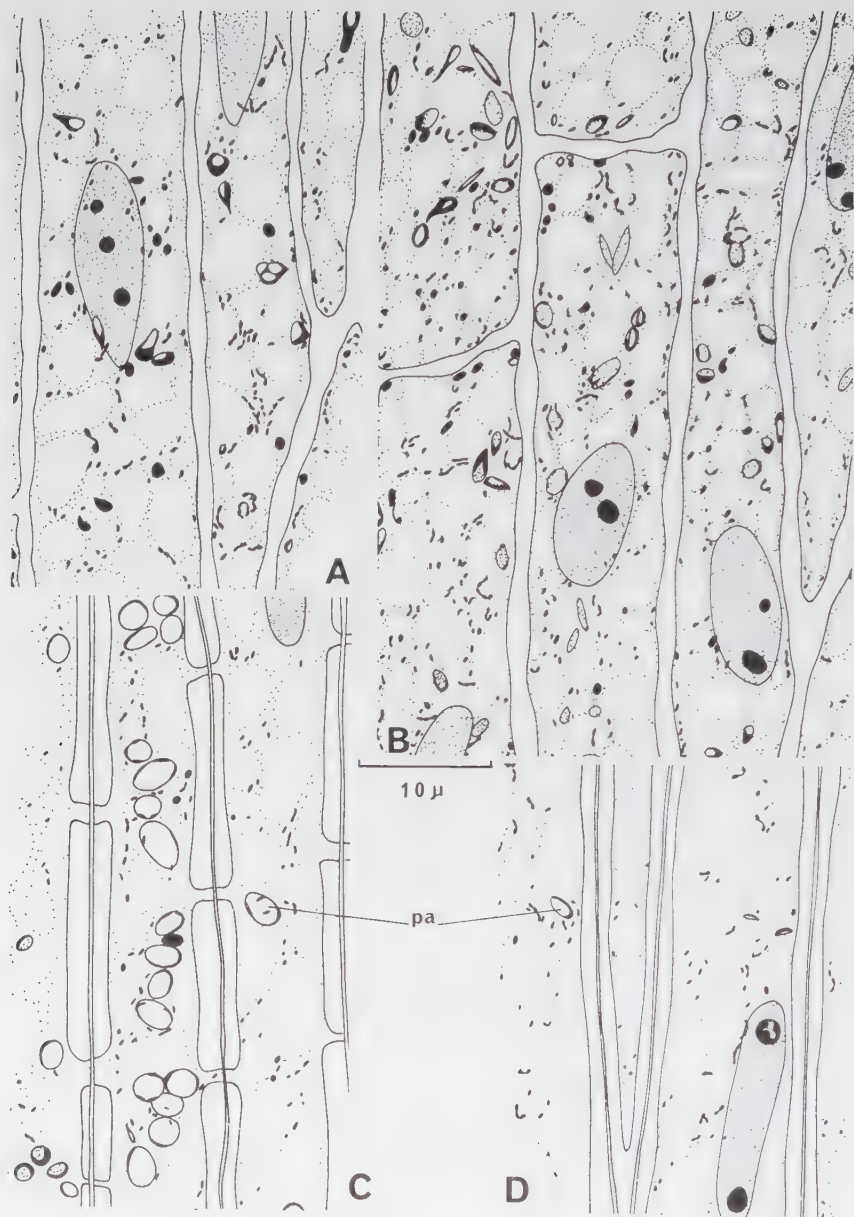


FIG. 38. — Phloème et xylème en vue tangentielle. Regaud; Hématoxyline. (5 janvier.)

- A. Premières cellules de parenchyme phloémien différenciées au voisinage de la zone cambiale.
- B. Parenchyme phloémien plus âgé; noter les nombreux chloroplastes.
- C. Parenchyme ligneux renfermant de gros plastes amylières (*p.a.*).
- D. Fibres xylémiennes.

presque, que se rétablit la cyclose dans les cellules et que leur pression osmotique commence à décroître, certains chondriosomes, au lieu de rester séparés, se groupent en chaînes de deux ou trois éléments. Les figures 39, A et C montrent de telles associations linéaires aussi bien dans les initiales fusiformes que dans le parenchyme libérien. Dans le parenchyme ligneux vertical, ce changement est moins net, comme d'ailleurs dans les initiales radiales (fig. 39, B) et les cellules du parenchyme horizontal.

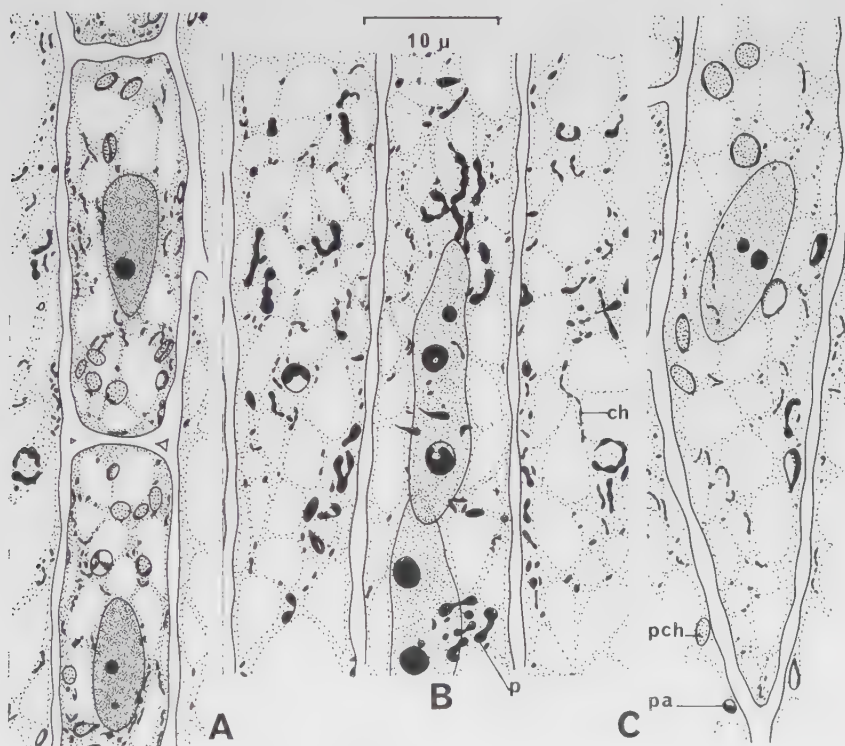


FIG. 39. — Coupes tangentielles. Regaud; hématoxyline. (15 février.)

A et B. Zone cambiale; remarquer les associations de mitochondries (*ch.*) et l'augmentation de taille des proplastes (*p.*) par rapport à ceux que l'on observe en janvier (fig. 37 A et B).

C. Parenchyme libérien vertical. *p.ch.*: plastes chlorophylliens; *p.a.*: plastes chlorophylliens amyliifères.

B. — LE CHONDRIOME AU MOMENT DE LA REPRISE D'ACTIVITÉ

En mars, la transformation du chondriome s'accroît dans le cambium et les tissus qui en dérivent, tandis qu'augmente l'hydratation des cellules. Les chaînes de chondriosomes deviennent fréquentes et s'allongent par l'adjonction de nouveaux éléments (fig. 40). En même

temps, dans les initiales fusiformes, l'amidon disparaît là où il était présent. Les jeunes plastes paraissent s'étirer et leur région médiane devient moins colorable. Le cytoplasme est moins chromophile et la limite des vacuoles difficile à discerner. A cette époque reprennent les divisions dans les dérivées phloémiennes du cambium et les cellules nouvellement formées se différencient rapidement en tissu criblé : elles donnent naissance soit à des tubes criblés flanqués de leurs cellules-compagnes au cytoplasme dense, aux vacuoles petites et nom-

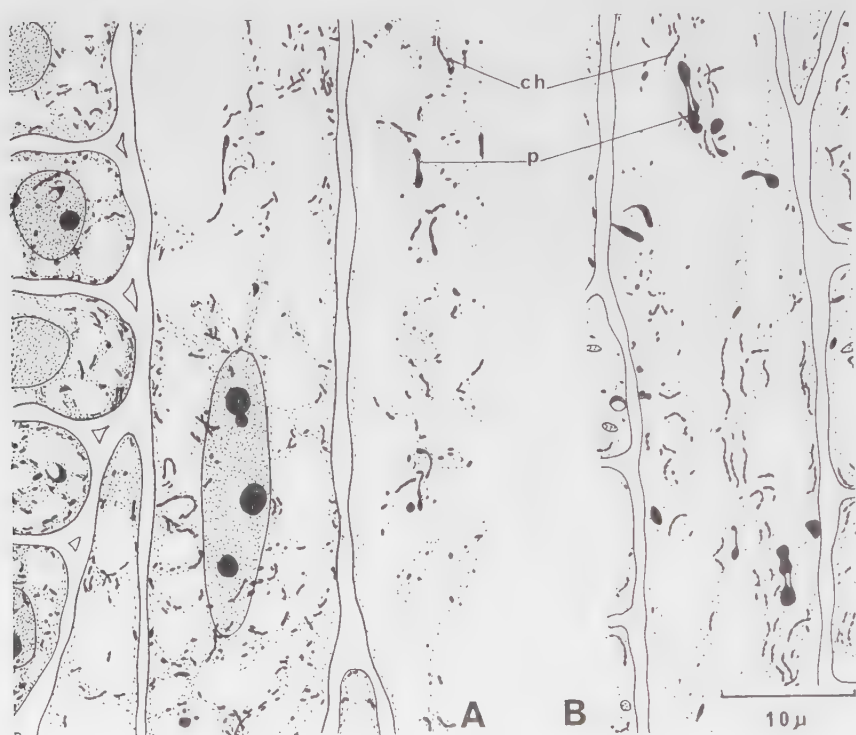


FIG. 40. — Cambium en vue tangentielle. Regaud; hématoxyline. (23 mars.) Les mitochondries sont associées en chaînes plus ou moins longues (*ch.*) et les protoplastes (*p.*) sont étirés et vésiculeux.

breuses, aux chondriosomes assez courts, soit à des cellules de parenchyme libérien où les chondriosomes sont associés en longues chaînes et où les protoplasts se transforment en plastes chlorophylliens ou amylofères. Le parenchyme libérien de l'année précédente, de même que le parenchyme ligneux et les fibres (fig. 41), présente toujours des plastes bien nets et, comme les initiales cambiales, des chondriosomes groupés en files. L'assise située contre le xylème évolue plus lentement que les dérivées phloémiennes. Ses cellules peuvent soit se transformer directement en éléments ligneux, vaisseaux, fibres ou paren-

chyme, soit se recloisonner comme les initiales cambiales en donnant des dérivées qui se différencieront ultérieurement en xylème.

Les initiales radiales, de même que le parenchyme horizontal, qu'il soit libérien ou ligneux, subissent des transformations cytologiques moins marquées que les cellules du système vertical. Les plastes y demeurent bien différenciés. Seuls les chondriosomes marquent une tendance à s'associer en chaînes, mais celles-ci restent assez courtes (fig. 40).

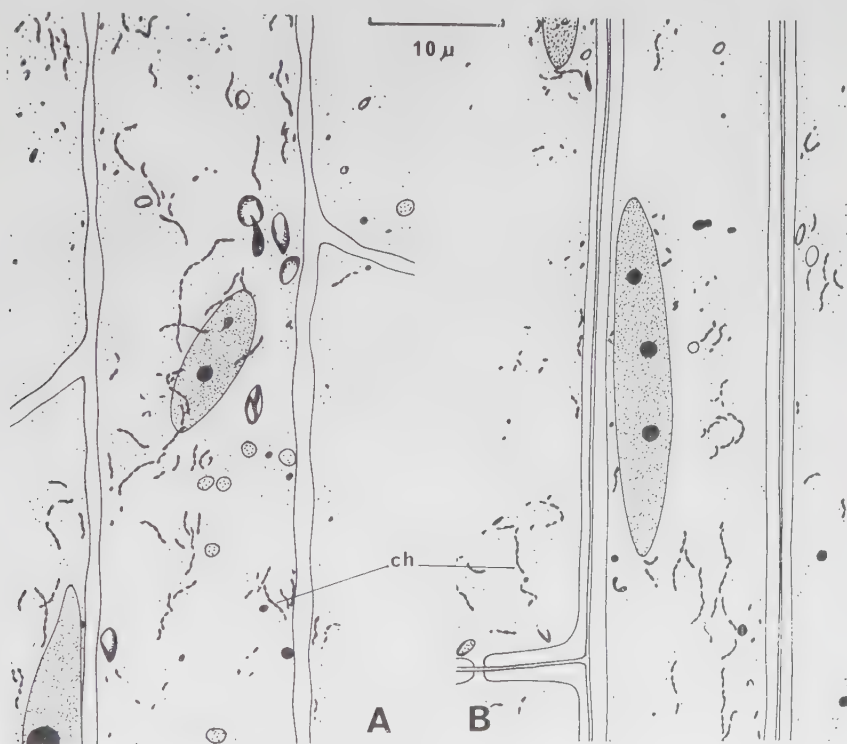


FIG. 41. — Parenchyme vertical du phloème (A) et du xylème (B) en vue tangentielle (mars). Remarquer les associations en chaînes (*ch.*) des mitochondries. Regaud; hématoxyline.

Tant que les divisions se limitent aux dérivées cambiales vers le phloème, les caractères cytologiques que nous venons de décrire dans les initiales ne changent guère. Mais aussitôt que la prolifération cambiale recommence, l'aspect des cellules se modifie rapidement. Les figures 42, A et B correspondent à du matériel de même âge, fixé le même jour à la fin de mars : elles représentent les zones cambiales de deux rameaux provenant, l'un d'un arbre tardif, l'autre d'un arbre précoce. Les photographies des apex principaux de ces branches se trouvent respectivement Planches XIII, fig. 1 et XIV, fig. 1. Ces deux

exemples nous montrent la manière dont évoluent les initiales lors de la reprise d'activité de la zone génératrice. Les membranes radiales s'amincissent progressivement et les épaississements en forme de chapelets disparaissent. Le cytoplasme devient transparent et il se distingue difficilement lors des observations vitales. Après fixation, il se colore peu par l'hématoxyline, et les cellules paraissent beaucoup plus claires qu'en hiver. De plus, les trabécules cytoplasmiques sont mal conservés et leurs limites, ainsi que celles de la vacuole unique, sont

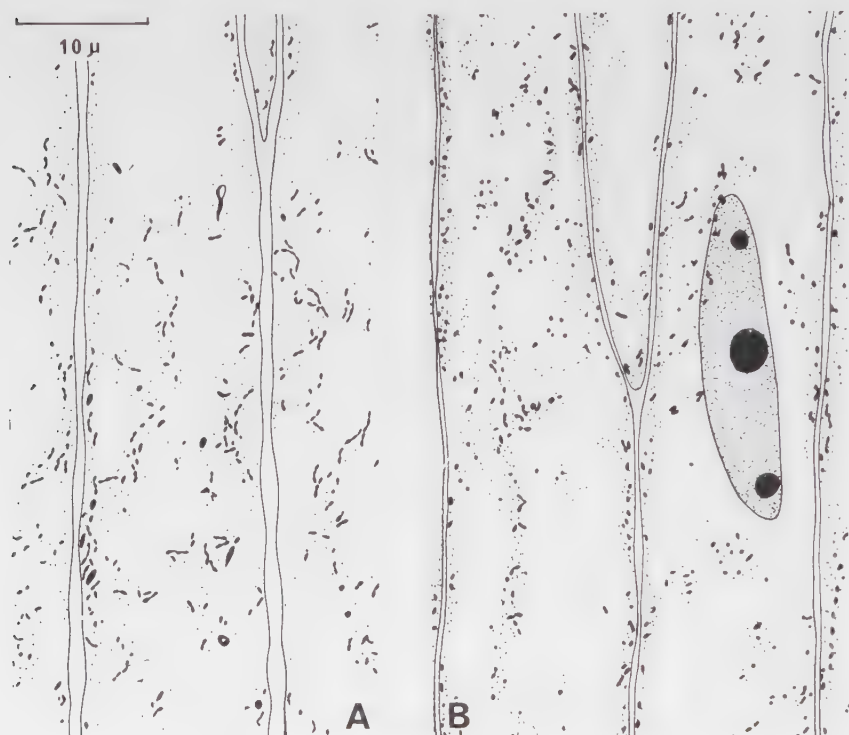


FIG. 42. — Zone cambiale en vue tangentielle. Regaud; hématoxyline. (29 mars.)

La figure **A** provient d'un rameau peu avancé : les chondriosomes sont groupés en courtes chaînes; la figure **B** provient d'un rameau précoce : les chaînes de mitochondries sont déjà complètement dissociées; noter les gros nucléoles.

impossibles à tracer. Les noyaux prennent l'hématoxyline de façon plus intense qu'en hiver et leurs nucléoles deviennent volumineux : ils peuvent atteindre $3,5\ \mu$ de diamètre. D'autre part, les chaînes de chondriosomes se fragmentent peu à peu et, dès la fin de mars ou le début d'avril, le chondriome ne comporte plus guère que des mitochondries ou de courts bâtonnets. On reconnaît encore quelques proplastés sur la figure 42, **A**, mais ils sont devenus presque indiscernables sur la figure 42, **B**.

Les dérivées cambiales nouvellement formées vers le phloème ainsi

que les premières cellules-filles vers le xylème montrent des caractères très semblables à ceux des initiales dont elles dérivent. Le chondriome y est court et les plastes peu distincts; ces divers éléments se différencient ensuite, progressivement.

Une évolution analogue à celle des initiales fusiformes se dessine dans les initiales radiales : les chaînes de chondriosomes se fragmentent, mais les plastes restent bien nets comme le montre la figure 44, A. Au contraire, les cellules du parenchyme libérien ou du tissu ligneux, où ne se produisent pas de divisions, gardent les mêmes caractères qu'au début de mars.

C. — LE CHONDRIOME

PENDANT LA PÉRIODE D'INTENSE ACTIVITÉ PROLIFÉRATRICE

Les mois d'*avril* et de *mai*, ainsi que le *début de juin*, sont des périodes d'intense activité génératrice. Les membranes des cellules cambiales (fig. 43 et 44, A) sont minces, surtout les cloisons tangentielles; le cytoplasme est très clair. Les noyaux en interphase possèdent de gros nucléoles de 2,5 à 3 μ de diamètre. Le chondriome est assez divisé; il est surtout constitué par des mitochondries et des bâtonnets, quoique l'on puisse rencontrer parfois des chaînes courtes formées par l'association de deux ou trois de ces éléments. Les initiales fusiformes renferment en outre des corpuscules arrondis : certains se colorent uniformément en noir par l'hématoxyline; mais la plupart prennent une teinte gris plus ou moins foncé avec un centre clair; quelques-uns présentent un petit appendice. Ces organites un peu vésiculisés sont sans doute des proplastes. Cette évolution des plastes dans les initiales fusiformes en mars et avril n'est pas sans rappeler celle que décrit BUVAT au cours des phénomènes de dédifférenciation cellulaire chez diverses plantes, en particulier chez la Tomate lorsque se forment les tumeurs induites par *Phytophthora tumefaciens* (1944).

Sur une coupe radiale de tige, telle que nous la montre la figure 43, nous pouvons remarquer une zone cambiale épaisse de 15 à 17 μ et formée de 5 à 6 assises de cellules identiques qui possèdent les caractères cytologiques que nous venons de décrire. De part et d'autre, les cellules sont plus larges et un peu plus différenciées. Nous voyons donc là se dessiner, par sa structure cytologique, une zone cambiale pluri-sériée qui est absolument superposable à celle décelée par les relevés de mitoses (fig. 7 et 10) ou par la répartition des ARN (Pl. II, fig. 1). Les caractères cytologiques des cellules ne permettent pas plus que les critères de prolifération de distinguer au sein de chaque rangée de la zone cambiale une cellule initiale privilégiée.

Les dérivées vers le phloème aussi bien que vers le xylème se caractérisent au contraire par une différenciation plus ou moins marquée. Dans la figure 43, les 3 ou 4 assises cellulaires situées vers le phloème commencent à se différencier : les proplastes deviennent nettement

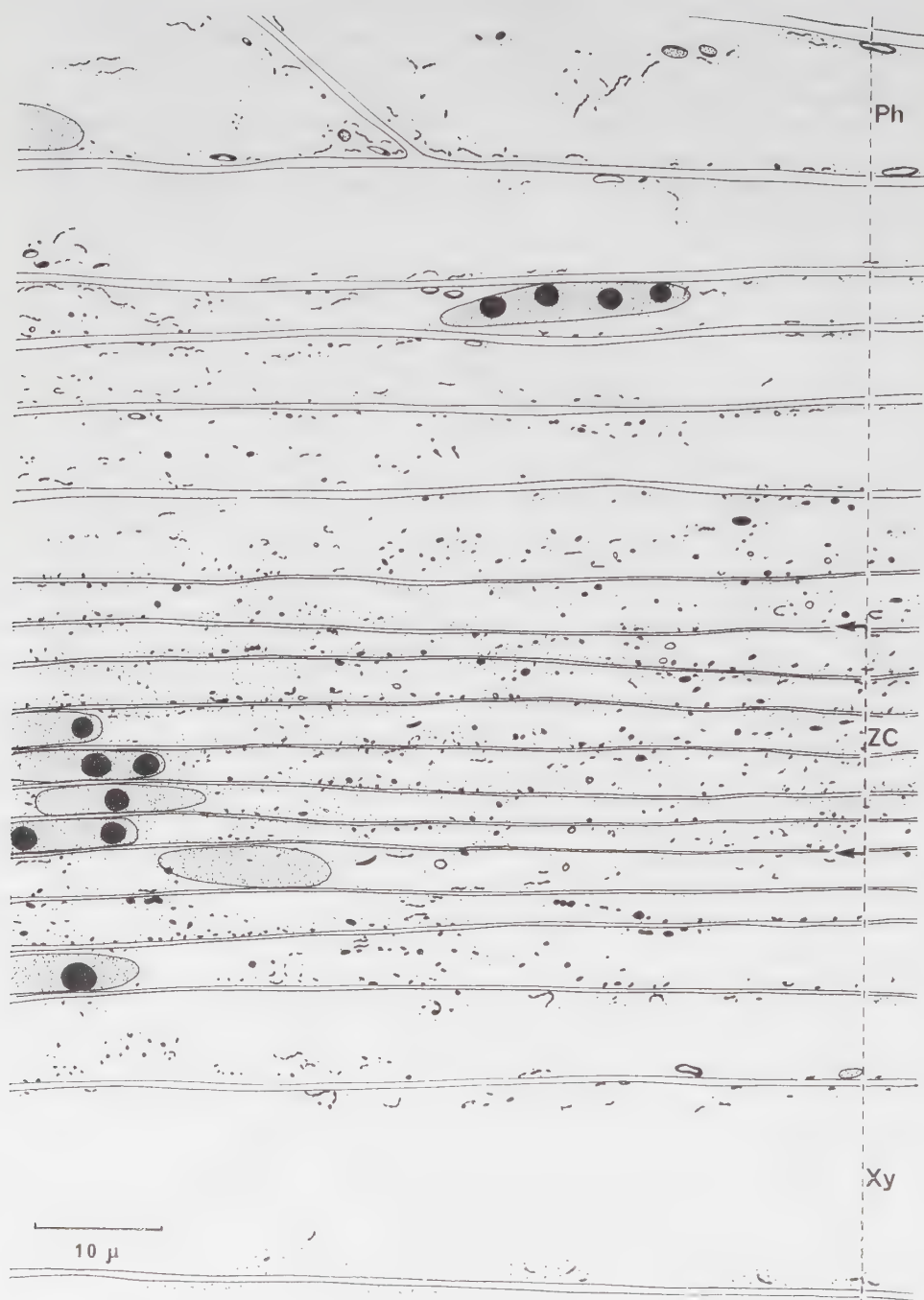


FIG. 43. — Coupe radiale dans la zone cambiale (Z.C.) et ses dérivées vers le phloème (Ph.) et vers le xylème (Xy.). Regaud; hématoxyline. (27 avril.) Stabilité de la structure granulaire du chondriome dans les cellules cambiales; début d'association en chondriocontes dans les cellules dérivées de part et d'autre.

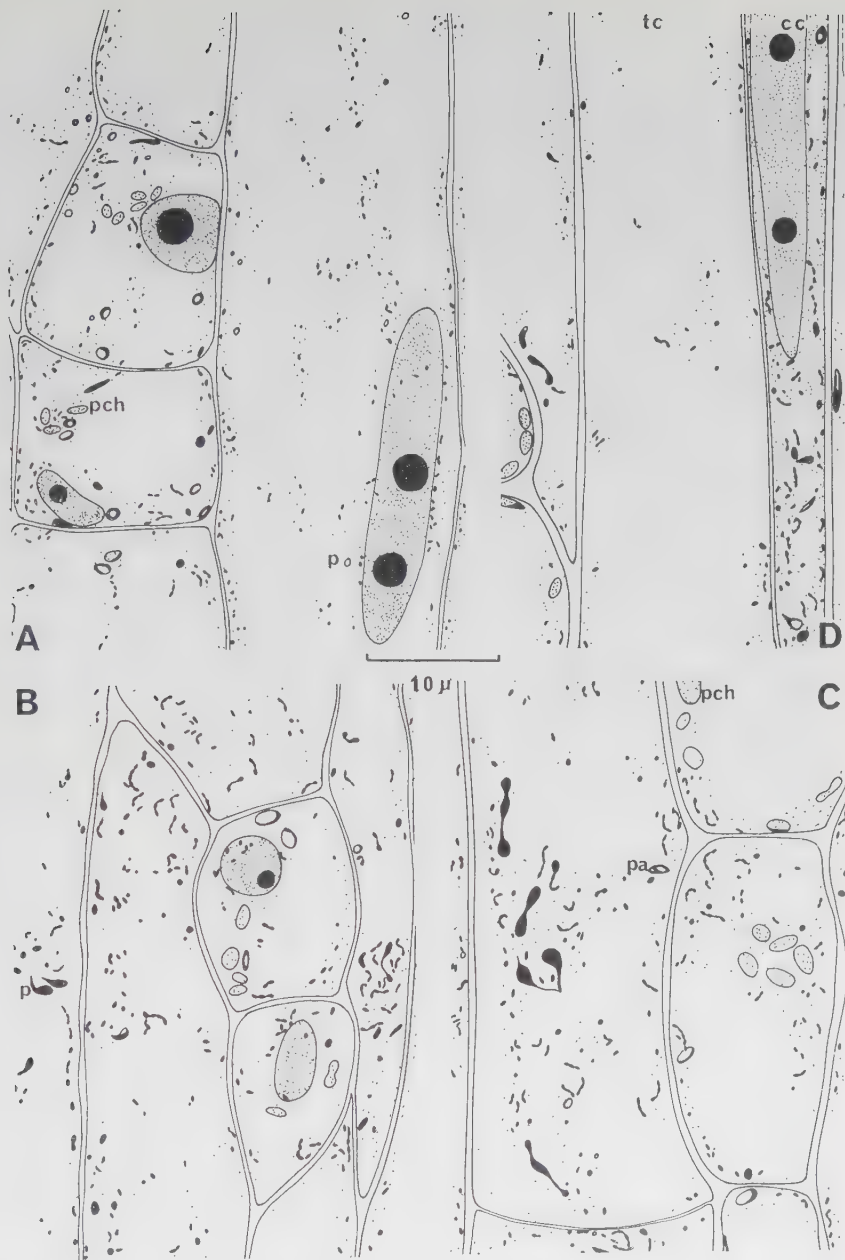


FIG. 44. — Zone cambiale et ses dérivées vers le phloème (vue tangentielle). Regaud; hématoxyline. (27 avril.)

A. Initiales cambiales. Remarquer les gros nucléoles et le chondriome punctiforme. De petits proplastés vésiculisés (*p.*) sont visibles dans les initiales fusiformes; seules les initiales radiales renferment des chloroplastes (*p.ch.*).

B. Dérivées vers le phloème (futur parenchyme vertical); les proplastés (*p.*) deviennent plus volumineux.

C. Cellules de parenchyme phloémien plus différenciées; les proplastés se chargent d'amidon (*p.a.*) et les chloroplastes (*p.ch.*) du parenchyme horizontal deviennent plus volumineux.

D. Jeune tube criblé (*t.c.*) et sa cellule compagne (*c.c.*); cette dernière est caractérisée par son cytoplasme dense, son chondriome court et ses petits plastés.

reconnaissables, et les chaînes courtes de chondriosomes de plus en plus nombreuses par rapport aux mitochondries. Ces caractères s'accroissent en même temps qu'augmente la largeur des cellules. La cinquième assise cellulaire contient de vrais plastides et l'assise suivante est déjà du parenchyme libérien presque typique avec des plastides chlorophylliens et un chondriome formé d'éléments allongés. La figure 44, prise sur des coupes tangentielle, montre divers stades de

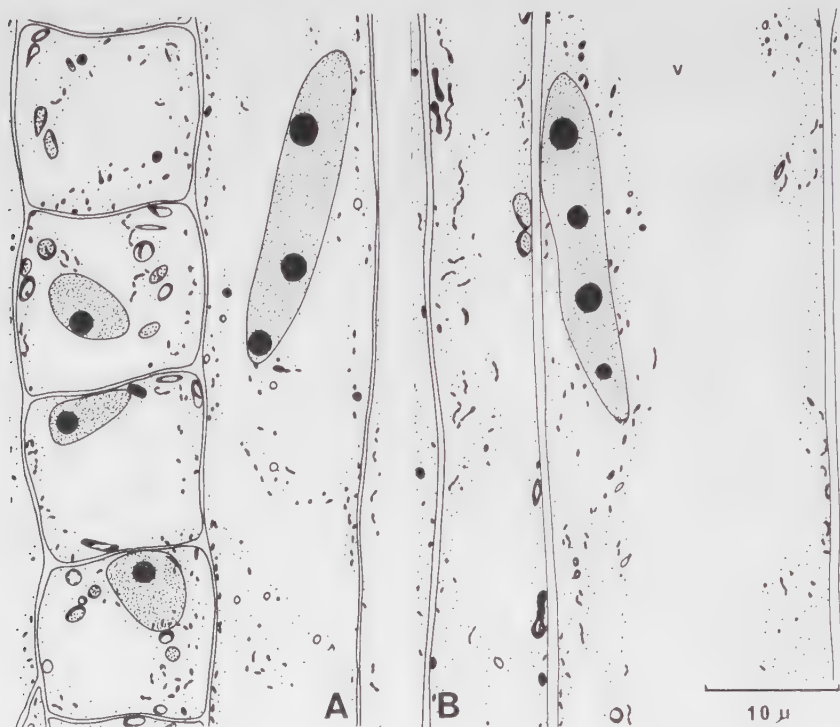


FIG. 45. — Dérivées cambiales vers le xylème (vue tangentielle). Regaud; hématoxyline. (27 avril.)

A. Dérivées encore très peu différenciées; les plastides sont cependant plus gros dans le futur parenchyme horizontal que dans les initiales radiales (cf. fig. 44 **A**).

B. Dérivées xylémiennes éloignées du cambium : à droite, un très jeune vaisseau (*v*) où le chondriome est plus court et les plastides plus petits que dans les cellules voisines du parenchyme vertical.

la différenciation des dérivées phloémiennes. La figure 44, **B** correspond à des cellules très proches du cambium avec un début de différenciation des proplastides; la figure 44, **C** présente une différenciation plus poussée de ceux-ci dans une future cellule de parenchyme libérien. L'évolution des tubes criblés est très rapide : le chondriome reste en général assez court et il ne s'y différencie guère de plastides; la dégénérescence du noyau est de type pycnotique (fig. 2, **D** à **F**, *p.*); la membrane transversale se perce très tôt. Dans les cellules-compagnes,

les chondriosomes demeurent isolés ou s'associent en chaînes très courtes, les plastes sont peu nombreux (fig. 44, *D*); leur évolution est surtout marquée par une fragmentation de la vacuole unique et un accroissement de la densité du cytoplasme qui devient plus sidérophile et reste riche en ARN. On ne voit pas se former à cette époque de fibres libériennes dans la zone proche du cambium. Elles se différencient plus tard aux dépens du parenchyme libérien.

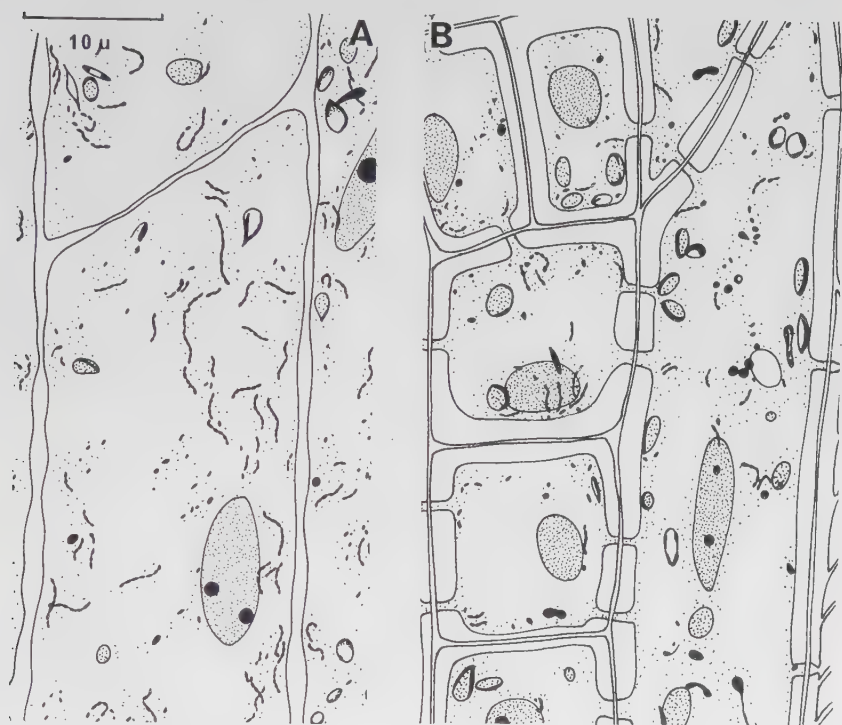


FIG. 46. — Parenchyme phloémien (A) et xylémien (B) de l'année précédente. Les chondriosomes demeurent associés en chaînes. Celles-ci sont plus importantes dans le parenchyme phloémien. Vue tangentielle. Regaud; hématoxyline. (Avril.)

Du côté du xylème se rencontrent des dérivées cambiales assez peu évoluées, il y en a quatre par exemple sur la figure 43. La figure 45 présente divers aspects de ces cellules et de leur différenciation en vue tangentielle. Les dérivées xylémiennes gardent plus ou moins longtemps des caractères méristématiques : la figure 45, A montre une telle dérivée déjà éloignée du cambium. Au contraire, les futurs vaisseaux se distinguent assez vite par leur diamètre qui s'accroît très rapidement. Le chondriome ne s'y allonge guère et les proplastes s'y différencient peu (fig. 45, B). Leur noyau augmente de volume, les nucléoles grossissent, tandis que le réseau chromatique devient de moins en moins colorable (fig. 2, G, *p.*). Cette dégénérescence nucléaire par gonflement

et déchromatinisation est donc différente de celle qui se produit dans les futurs tubes criblés. Les cellules qui donneront le parenchyme vasculaire se reconnaissent à leur chondriome dont les éléments s'associent précocement en chaînes plus ou moins longues, et à leurs proplastates qui se transforment rapidement en plastates amylières (fig. 45, B). Dans les futures fibres, l'évolution du chondriome et des plastates est semblable, mais elle semble moins rapide.

Dans les initiales radiales, le chondriome est assez court, mais les chloroplastes sont toujours présents (fig. 44, A). Les premiers stades de la différenciation du parenchyme horizontal, qu'il soit libérien ou ligneux (fig. 44, B et 45, A), sont semblables et consistent surtout en la formation de courtes chaînes de chondriosomes et en une augmentation de volume des plastates qui, à partir de juin, commencent à élaborer de l'amidon. Assez vite, se forment des tanins dans les vacuoles du parenchyme libérien horizontal.

Le phloème et le xylème de l'année précédente gardent en avril et en mai, comme nous pouvons le constater sur la figure 46, de longs chondriocontes et des plastates différenciés, mais ceux-ci perdent rapidement tout ou partie de leur amidon au début d'avril. Il en subsiste quelque peu dans le parenchyme libérien très ancien, dans le parenchyme vasculaire primaire, et, çà et là, dans les rayons ligneux et le parenchyme périvasculaire secondaire.

D. — LE CHONDRIOME EN ÉTÉ

Ces caractères se maintiennent depuis le mois d'avril jusqu'à la fin de juin. A ce moment ou au début de juillet, l'activité prolifératrice se ralentit dans la tige et, en même temps, dans les cellules cambiales, le diamètre des nucléoles diminue, le chondriome manifeste de nouveau une tendance à s'associer en chaînes et les proplastates redeviennent plus nets. La différenciation des dérivées cambiales est alors plus proche de la zone génératrice : les chondriosomes restent encore assez courts dans celles qui évoluent en xylème, tandis qu'ils s'allongent de suite dans les cellules du jeune phloème (fig. 47).

En août et en septembre, la tendance à la différenciation s'accroît dans le cambium, tandis que s'achève la période de prolifération. Les coupes montrent alors des initiales fusiformes au cytoplasme un peu plus dense, avec des proplastates et des chaînes de chondriosomes, mais où les vacuoles sont encore mal conservées par la fixation (fig. 48). Les dernières cellules formées vers le xylème sont en général des fibres et du parenchyme vasculaire, et les plastates s'y différencient très vite en élaborant de l'amidon. Celui-ci est maintenant abondant dans tout le bois âgé. Du côté du phloème, les dernières cellules issues du cambium ne contiennent pas encore d'amidon, mais le parenchyme libérien ancien en est abondamment pourvu. Les autres caractères cytologiques de ces tissus âgés, en particulier la présence de longs chon-

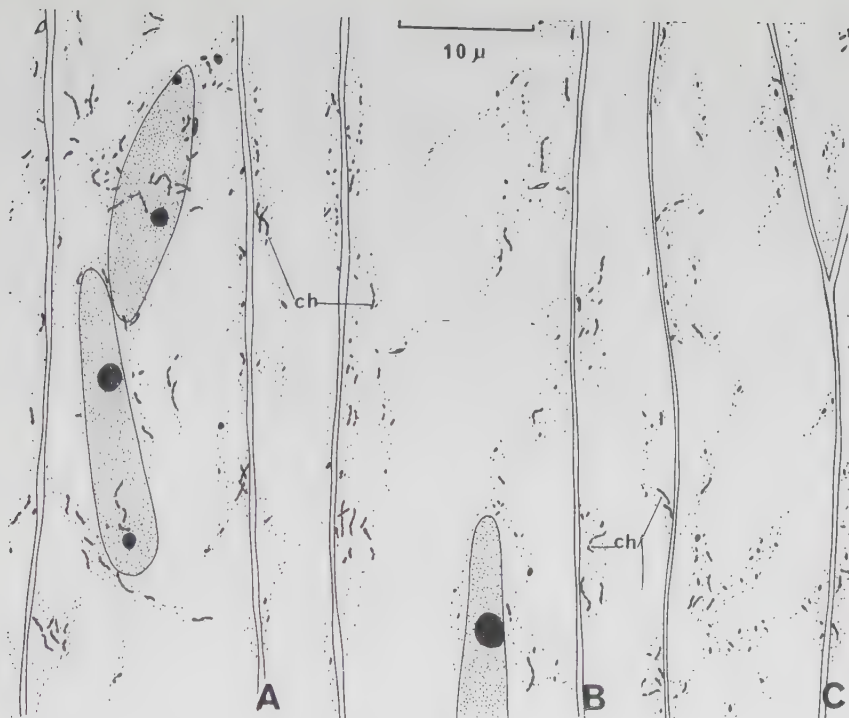


FIG. 47.

FIG. 47. — Zone cambiale (B) et ses dérivées immédiates vers le phloème (A) et vers le xylème (C). Les chondriosomes sont de nouveau associés en chaînes courtes (ch.). Vue tangentielle. Regaud; hématoxyline. (27 juin.)

FIG. 48. — Zone cambiale en coupe tangentielle. Les chaînes de chondriosomes sont plus longues qu'en juin. Les proplastes (p.) sont nettement reconnaissables dans les initiales fusiformes ainsi que les plastes amyliifères (p.a.) dans les initiales radiales. Regaud; hématoxyline. (6 août.)

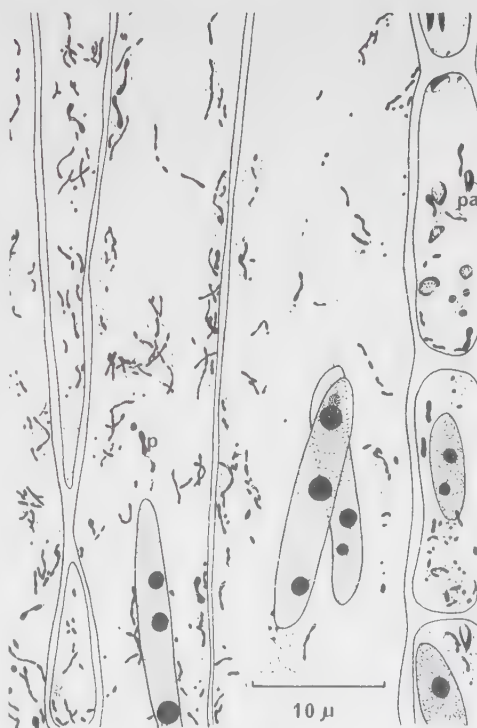


FIG. 48.

driocontes, restent semblables à ce qu'ils étaient au printemps ou au début de l'été. Dans les initiales radiales, les chondriosomes s'assemblent aussi en chaînes, et un peu d'amidon devient reconnaissable dans les chloroplastes.

Au cours de la saison de croissance, un certain nombre d'initiales fusiformes donnent naissance à des initiales radiales par des cloisonnements transversaux. Cette transformation est marquée par une différenciation quasi immédiate des proplastes en chloroplastes et une évolution nucléaire très progressive, au cours de laquelle les noyaux deviennent de plus en plus globuleux et le nombre de leurs nucléoles se réduit. Différents stades de cette évolution peuvent se reconnaître sur les figures 44, 48 et 49.

E. — LE CHONDRIOME ET LES PLASTES EN AUTOMNE

Pendant la *fin de l'été* et le *début de l'automne*, les membranes radiales des cellules s'épaississent de plus en plus et leurs sections présentent de nouveau l'aspect en « chapelet » caractéristique du cambium au repos. En même temps, le cytoplasme devient encore plus dense et plus sidérophile et les vacuoles apparaissent nettement après fixation. Cependant, le chondriome est encore assez long, quoique dans certaines cellules les chaînes de chondriosomes commencent à se raccourcir par fragmentation. Les proplastes des initiales fusiformes sont plus gros et peut-être plus nombreux. De tels caractères sont visibles sur la figure 49 qui correspond à un rameau fixé au début d'octobre. Les proplastes paraissent plus fréquents dans l'assise de cellules située contre le xylème.

A la même époque, les cellules du parenchyme libérien possèdent de petites vacuoles nombreuses. Dans le parenchyme ancien (fig. 50, A), les chaînes de chondriosomes se sont fractionnées en mitochondries isolées et en bâtonnets, tandis que quelques chaînes courtes persistent encore dans le parenchyme de formation récente (fig. 50, B). Dans les cellules du parenchyme libérien récent, les plastes sont assez gros, mais renferment peu d'amidon. Au contraire, ce dernier est toujours abondant dans les cellules du parenchyme ancien. Dans le xylème de l'année, l'amidon est également abondant et les chondriosomes restent associés en courtes chaînes (fig. 50, C).

A la *fin d'octobre*, les cellules de la tige sont toutes à l'état de repos : la cyclose est arrêtée et les vacuoles sont devenues globuleuses; après fixation, le cytoplasme retrouve l'aspect spumeux que nous lui avons vu en janvier et en février. En même temps que se fait cette transformation, le morcellement des chaînes de chondriosomes se poursuit dans toutes les cellules, aussi bien dans le cambium que dans le phloème ou dans le parenchyme ligneux. La figure 51 relevée en *novembre* montre un stade assez avancé de cet émiettement du chondriome : il ne reste pratiquement plus de chaînes importantes, mais

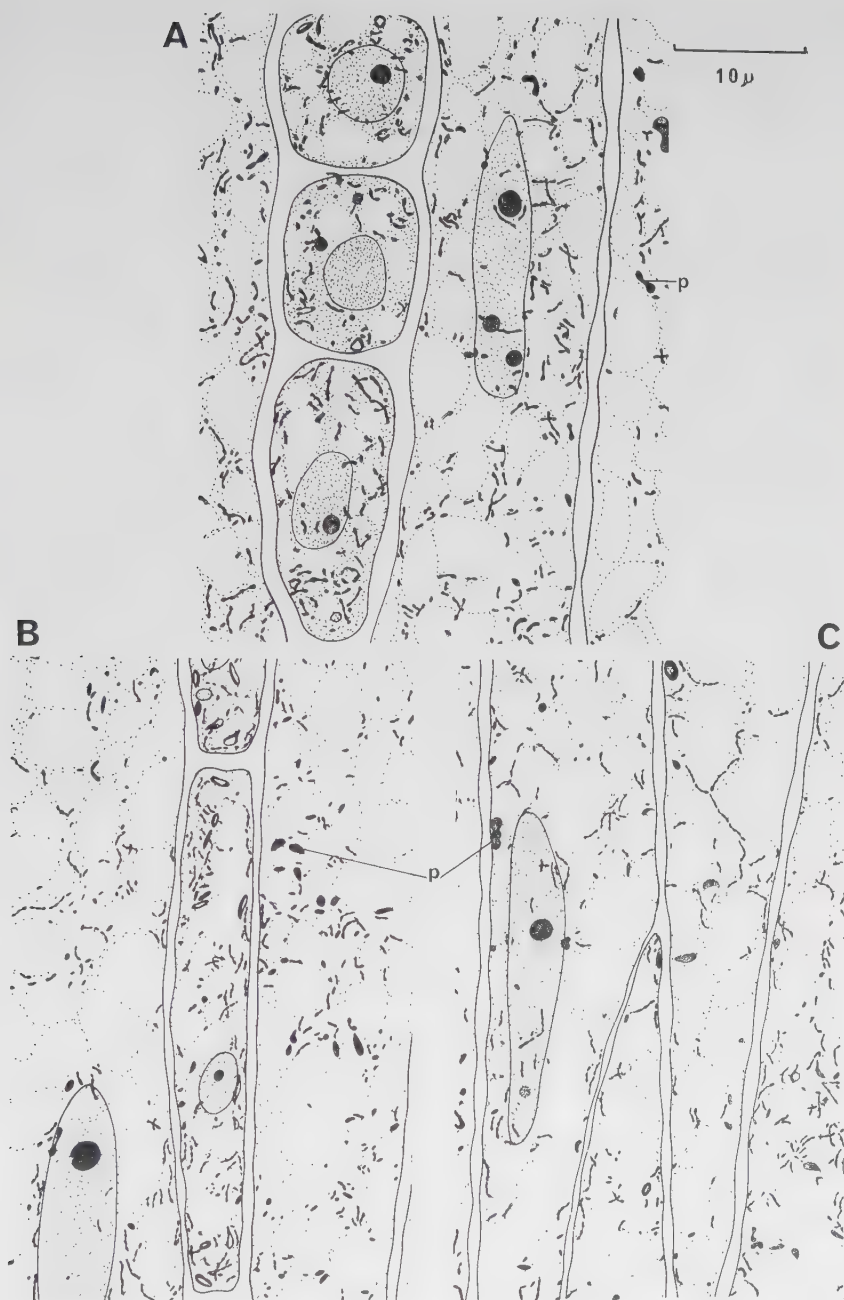


FIG. 49. — Coupes tangentielle pratiquées dans la zone cambiale, au niveau d'entrenœuds de l'année (A), de 1 an (B) et de 2 ans (C), appartenant à la même branche (11 octobre). On ne décèle pas de différences sensibles entre ces trois entrenœuds d'âges différents. Les proplastes (p.) sont légèrement plus importants qu'en août (fig. 48) et les chaînes de chondriosomes commencent à se dissocier. Regaud; hématoxyline.

seulement de courts bâtonnets ou des granulations isolées ou géminées. Cependant, si nous comparons ces images avec celles de janvier, nous constatons que, dans le xylème et le cambium, la fragmentation du chondriome est moins accentuée en novembre, tandis qu'elle est sensi-

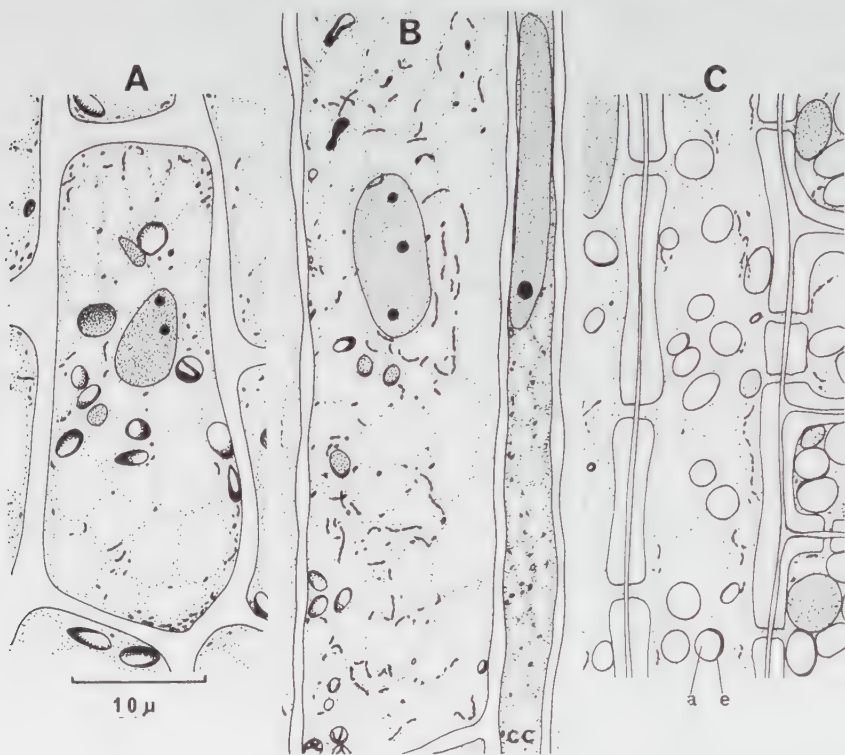


FIG. 50. — Xylème et phloème en vue tangentielle. Regaud; hématoxyline. (11 octobre.)

A. Parenchyme libérien âgé (phloème de printemps) renfermant de gros plastes et un chondriome assez morcelé.

B. Parenchyme libérien récent (phloème d'été) : les plastes sont petits, les chondriosomes associés en chaînes; à droite, une cellule compagne (*c.c.*) au cytoplasme très dense, renfermant un chondriome punctiforme et une multitude de petites vacuoles sphériques.

C. Parenchyme ligneux contenant de gros plastes amylofères. *e.* : enveloppe plastidale; *a.* : élaboration d'amidon.

blement la même pour le parenchyme libérien. De plus, dans les initiales fusiformes, les proplastes sont moins nombreux qu'au début de janvier.

L'évolution du chondriome vers un morcellement plus poussé continue dans le cambium et le xylème durant la fin de novembre et le début de décembre. En même temps, la taille et le nombre des proplastes semblent augmenter dans la zone cambiale, surtout dans

l'assise cellulaire la plus proche du bois d'été. Les caractères des cellules de la tige, en particulier ceux des initiales redeviennent ainsi progressivement ce qu'ils étaient au mois de janvier.

L'étude cytologique du cambium au cours d'un cycle annuel nous montre donc les phénomènes suivants :

1° Des fluctuations assez complexes de l'aspect du chondriome qui apparaît comme morcelé à deux moments différents : en hiver, c'est-

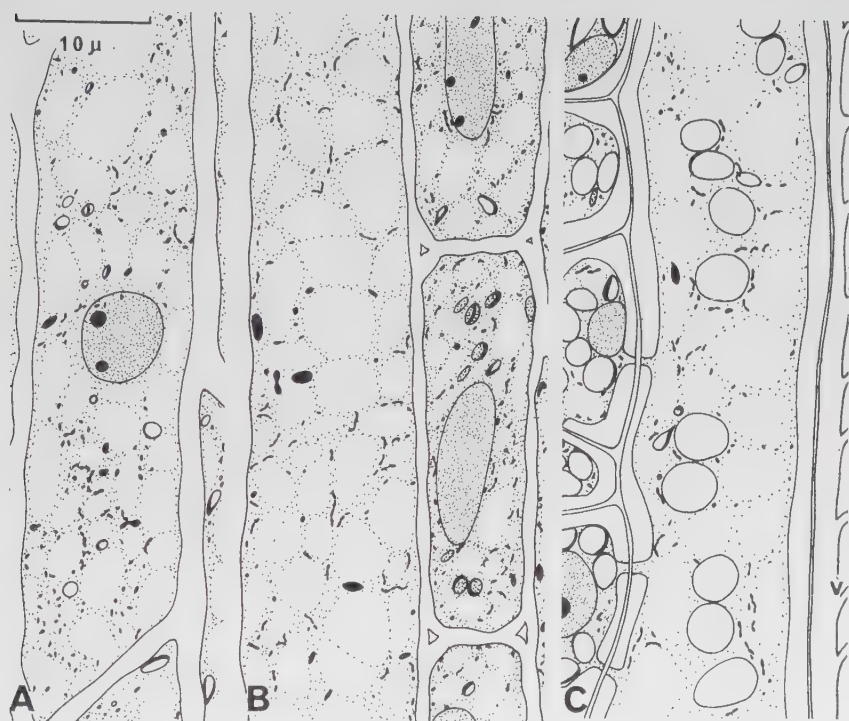


FIG. 51. — Coupes tangentielles faites dans le phloème très récent (A), la zone cambiale (B) et le parenchyme ligneux (C). Le chondriome n'est plus formé que de mitochondries isolées ou de courtes chaînes. A droite, un vaisseau (v.). (16 novembre.)

à-dire en pleine période de repos, et au printemps pendant la saison de grande croissance. Entre ces deux phases, se situent deux époques où les chondriosomes sont associés en chaînes : l'une, très courte, à la fin de l'hiver, l'autre, plus importante, en été et en automne (fig. 52).

2° L'augmentation du nombre et de la taille des proplastes en hiver dans les initiales fusiformes, où ils peuvent parfois élaborer de l'amidon, et leur différenciation au printemps. Dans les initiales radiales, les chloroplastes sont présents toute l'année : ils se chargent d'amidon en été, le conservent pendant l'automne et l'hiver et le perdent au printemps.

3° L'évolution cyclique du chondriome et des plastes se poursuit au cours d'une année sans marquer vraiment d'arrêt hivernal, tout comme la pression osmotique, alors que l'activité prolifératrice et la cyclose n'existent que pendant la belle saison.



FIG. 52. — Résumé comparatif des variations saisonnières du chondriome dans les initiales fusiformes. *ch.* : mitochondries associées en chaînes; *p.* : proplastides.

A. Décembre-février : mitochondries punctiformes ou associées par deux; proplastides développés.

B. Mars : les mitochondries s'associent en chaînes et les proplastides commencent à dégénérer.

C. Avril-juin : mitochondries punctiformes et proplastides très petits, vésiculés.

D. Juillet : mitochondries groupées par trois ou quatre; proplastides de nouveau bien reconnaissables.

E. Août-septembre : mitochondries associées en chaînes et proplastides nets.

F. Octobre-novembre : les chaînes de mitochondries se fractionnent; les proplastides grandissent.

Notons, en outre, que ces transformations cytologiques s'accompagnent d'une augmentation hivernale de l'affinité du cytoplasme pour l'hématoxyline et de variations de l'épaisseur des membranes dans le cambium. Très fines au printemps et en été, les membranes deviennent

épaisses en hiver, notamment les membranes radiales. Il y a sans doute là une accumulation de réserves de substances membranaires. Nous retrouvons enfin sur le matériel fixé, mais moins nettement qu'au cours de nos observations vitales, le cycle annuel des transformations vacuolaires.

Nous pouvons donc dire que la cytologie de la zone cambiale dévoile une alternance entre une période de différenciation à la fin de l'été et en automne et une période de dédifférenciation au printemps, lorsque reprend le rôle méristématique du cambium. Ces phénomènes sont toujours plus marqués dans les initiales fusiformes que dans les initiales radiales. Ces dernières, bien qu'elles soient souvent plus chromophiles, manifestent tout au long de l'année des caractères moins méristématiques : présence constante de chloroplastes, nucléoles moins nombreux et plus petits. A cette alternance de phases de différenciation et de dédifférenciation, se superpose une transformation supplémentaire du chondriome. Comment interpréter cet ensemble de faits ?

2° Origines des variations cytologiques saisonnières du cambium.

BUVAT (1948) a montré l'influence de l'eau sur la morphologie du chondriome : les chondriosomes de cellules placées dans l'eau pure s'associent en chaînes linéaires. En 1954, cet auteur observe dans le cambium du Robinier le passage d'un chondriome morcelé en hiver à des chaînes de chondriocontes en été. Il retrouve ces mêmes faits l'année suivante dans le parenchyme libérien de la même espèce. Aussi suggère-t-il que ces changements sont dus à la teneur en eau des cellules, plus grande en été qu'en hiver. Nous-même, en décrivant sommairement en 1961 les variations saisonnières du chondriome dans la zone cambiale de l'*Acer pseudoplatanus*, avons repris cette hypothèse, ajoutant que la pulvérisation observée en avril-mai nous semblait liée à l'intense activité prolifératrice des cellules à cette époque. Les faits rapportés dans ce chapitre et les observations des chapitres précédents permettent de confirmer, tout en les nuanciant, nos premières conclusions.

A. — RELATIONS ENTRE LA FORME DU CHONDRIOME, LA TENEUR EN EAU ET LA PRESSION OSMOTIQUE

C'est lorsque la pression osmotique est maximale en décembre et en janvier que le chondriome se présente sous sa forme la plus morcelée. Les premiers signes d'association linéaire des chondriosomes se manifestent dès que la pression osmotique baisse nettement et qu'elle avoisine 25 atmosphères, c'est-à-dire en général dans le courant de février, et cela correspond également à l'époque où se rétablit sponta-

nément la cyclose dans les tiges. En raison de variations individuelles assez importantes et de l'influence de la température sur la cyclose et la forme des vacuoles, il nous est difficile de savoir si vraiment, comme il semble probable, la reprise de la cyclose précède la transformation du chondriome. Il est même possible que l'ordre dans lequel se produisent ces différents phénomènes ne soit pas constant et varie avec les plantes ou les conditions climatiques. Mais, de toute manière, les premiers signes de la transformation du chondriome ou des vacuoles précèdent nettement, en général de près d'un mois, la reprise des divisions dans la zone cambiale. Lorsque celles-ci recommencent, les cellules ont une pression osmotique voisine de 19 atmosphères, une vacuole unique et des chondriosomes associés en chaînes de plusieurs éléments. D'autre part, l'évolution inverse du chondriome, c'est-à-dire la fragmentation de ces chaînes, commence en septembre à peu près au moment où débute le morcellement de la vacuole unique, alors que la pression osmotique est remontée aux alentours de 20 atmosphères. Cette transformation du chondriome s'accroît pendant tout l'automne pour atteindre son degré ultime de pulvérisation à la fin de décembre ou au début de janvier, lorsque la pression osmotique atteint et dépasse 30 atmosphères.

De même que les modifications saisonnières du nombre des vacuoles, celles du chondriome semblent en rapport étroit avec la pression osmotique. Par contre, elles ne reflètent pas avec autant de régularité les fluctuations de la teneur en eau des tissus. Cette dernière augmente bien en février et en mars et diminue en août et septembre lorsque se constituent ou se détruisent les chaînes de chondriosomes. Mais ni le minimum de la teneur en eau observé en octobre, ni surtout son accroissement consécutif en novembre n'affectent l'émiettement du chondriome qui se poursuit durant cette période : il est plus morcelé en novembre qu'en octobre.

Il nous semble donc que ce n'est pas la teneur en eau par rapport au poids sec des cellules qui influence la forme du chondriome, mais que c'est plutôt la valeur de la pression osmotique des tissus. On peut dire approximativement que lorsque la pression osmotique est supérieure ou égale à 30 atmosphères, le chondriome est formé d'éléments courts; ceux-ci ont tendance à s'associer lorsque cette pression devient inférieure à 30 atmosphères; et quand sa valeur descend en dessous de 20 atmosphères, il existe des chaînes longues de chondriosomes. Dans les tissus différenciés, xylème et phloème, là où ne se produisent guère de divisions, cette constatation se vérifie en n'importe quelle saison. Au contraire, dans le cambium, elle ne s'applique qu'en dehors de la période de grande prolifération.

B. — RAPPORTS ENTRE LA FORME DU CHONDRIOME
ET LA PROLIFÉRATION CAMBIALE

En effet, lorsque l'activité génératrice du cambium est grande, c'est-à-dire d'avril à juin, les conclusions précédentes sur les rapports entre la pression osmotique et la morphologie du chondriome se trouvent complètement erronées. Pendant toute cette période, le chondriome est morcelé comme en hiver aux époques de forte pression osmotique, alors que les conditions de teneur en eau et de tonicité laisseraient prévoir, comme c'est le cas pour le Robinier, une association linéaire des chondriosomes. La succession très rapide des mitoses provoque vraisemblablement la division des chaînes mitochondriales préexistantes, et le chondriome s'entretient alors, non pas sous forme de chondriocontes, mais sous forme de mitochondries. Le chondriome présente chez le Sycomore un aspect punctiforme depuis le début d'avril jusqu'à la fin de juin, c'est-à-dire exactement pendant la période où la fréquence des mitoses dans la zone génératrice et ses dérivées est supérieure à 10 %, du moins en ce qui concerne les cellules verticales. A ce moment, le chondriome des initiales fusiformes est très semblable à celui des cellules méristématiques primaires. La prolifération des initiales s'accompagne ainsi d'une accentuation de leurs caractères méristématiques.

Il y a donc superposition, au cours d'un cycle annuel, de l'influence de la pression osmotique et de celle de l'activité prolifératrice du cambium, et lorsque cette dernière est importante, elle contrebalance l'action de la pression osmotique.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE ONTOGÉNIQUE DU CAMBIUM : LA FORMATION DES CORDONS PROCAMBIAUX DANS L'APEX ET LEUR ÉVOLUTION

Le cambium s'individualise dans la tige et les feuilles au cours de la différenciation des cordons procambiaux en faisceaux cribro-vasculaires. Le procambium prend naissance dans les points végétatifs en même temps que se forment les feuilles correspondantes : l'initiation du procambium est ainsi liée de façon très étroite au fonctionnement plastochronique de l'apex, et l'étude de l'origine du procambium doit se faire conjointement à celle des bourgeons.

SCHÜEPP (1918 et 1929) a décrit la morphologie des points végétatifs de Sycomore ainsi que les diverses phases de leur évolution saisonnière. Dans le bourgeon d'hiver, il existe en général une douzaine d'écailles, groupées par paires, puisque le Sycomore est une plante à feuilles opposées décussées. A l'intérieur de ces écailles, dans les rameaux longs, se trouvent 4 à 5 paires de feuilles formées en été et qui passent l'hiver à l'état d'ébauches. Les rameaux courts qui possèdent à l'état adulte moins de 4 paires de feuilles renferment, dans leurs bourgeons d'hiver, 2 à 3 paires de futures feuilles suivies par 1 à 2 paires d'ébauches d'écailles. Pour les rameaux longs, les seuls que nous ayons nous-même étudiés en détail, les différentes phases du fonctionnement annuel se succèdent ainsi :

Mars-avril	{ Epanouissement du bourgeon. Formation des paires de feuilles 5 à n. Allongement de la jeune tige.
Mai-juin	{ Formation de 6 à 7 paires d'écailles. Arrêt de l'allongement de la tige.
Juin-septembre	{ Initiation de 4 à 5 paires de feuilles (les premières paires du rameau de l'année suivante). Différenciation de la moelle dans le bourgeon d'hiver.
Octobre-février	Repos apparent.

Nous avons repris les travaux de SCHÜEPP en précisant l'évolution histologique et cytologique des ébauches et de leurs cordons procambiaux. Nous avons ainsi pu observer les variations saisonnières de l'activité et des caractères histochimiques des apex. Nous avons ensuite étudié la transformation du procambium en faisceaux conducteurs et la naissance du cambium au sein de ces faisceaux.

Avant d'exposer nos résultats dans ces divers domaines, nous décrirons le trajet suivi par les traces foliaires dans la tige d'*Acer pseudo-platanus* et les modalités, au niveau des nœuds, du raccord entre les traces provenant de feuilles différentes. Il nous semble que la formation des cordons procambiaux sera plus aisée à comprendre si nous savons déjà quelle est leur position dans la tige adulte.

CHAPITRE PREMIER

TRAJET ET RACCORDEMENT DES TRACES FOLIAIRES

Le Sycomore possède des traces foliaires trilacunaires et trifasciculées. Au niveau d'un nœud, 6 faisceaux se détachent donc du cylindre conducteur de la tige et gagnent séparément les feuilles : 3 d'entre eux se dirigent dans chacun des pétioles d'une même paire, y formant un faisceau médian et deux latéraux. Le parcours de ces traces est facile à suivre dans la tige jeune en comparant les coupes transversales (Pl. IX et X) et longitudinales et nous l'avons reconstitué sur la figure 53, A.

Si nous observons par exemple la sixième paire de feuilles, nous voyons que ses traces sont indiscernables au-dessous du troisième nœud. Une coupe pratiquée dans le troisième entrenœud (fig. 53, F) montre en effet 6 faisceaux se dirigeant vers la troisième paire de feuilles et 6 destinés à la quatrième paire, alternant avec 12 traces appartenant à la cinquième paire. Au niveau du troisième nœud, les 6 faisceaux de la troisième paire s'écartent et quittent l'ensemble du cylindre conducteur pour poursuivre leur trajet dans les feuilles. Six brèches ou fenêtres foliaires se produisent ainsi. Chacune d'elles se trouve fermée dans le haut par la fusion deux à deux des traces de rang 5 qui flanquaient chacun des faisceaux de la troisième paire. Il n'existe donc plus que six faisceaux destinés à la cinquième paire, alternant avec les six de la quatrième paire; ces derniers seuls poursuivent leur trajet sans perturbations à travers le troisième nœud.

Sur les flancs de ces 12 faisceaux, se détachent alors des éléments conducteurs qui constituent 12 petites traces indépendantes bien visibles sur les coupes transversales du quatrième entrenœud (fig. 53, E). Ces 12 traces formées entre, et aux dépens, des faisceaux appartenant aux quatrième et cinquième paires de feuilles se dirigent vers la sixième paire. Au niveau du nœud suivant, c'est au tour des faisceaux de la quatrième paire de s'écarter vers les feuilles. Les 6 brèches foliaires formées par leur départ sont refermées par la fusion deux à deux des traces de la sixième paire, tandis qu'apparaissent au-dessus de ce quatrième nœud les faisceaux destinés à la septième paire. Les traces foliaires de la sixième paire parcourent ensuite, sans subir de modifications, les cinquième (fig. 53, D) et sixième (fig. 53, C) entrenœuds de la tige avant de se détacher et de gagner les feuilles.

Par conséquent, les faisceaux d'une paire de feuilles déterminée se reconnaissent jusqu'au troisième entrenœud au-dessous de ces feuilles, où ils constituent chacun deux cordons appliqués contre les flancs des faisceaux des deux paires de feuilles immédiatement précédentes.

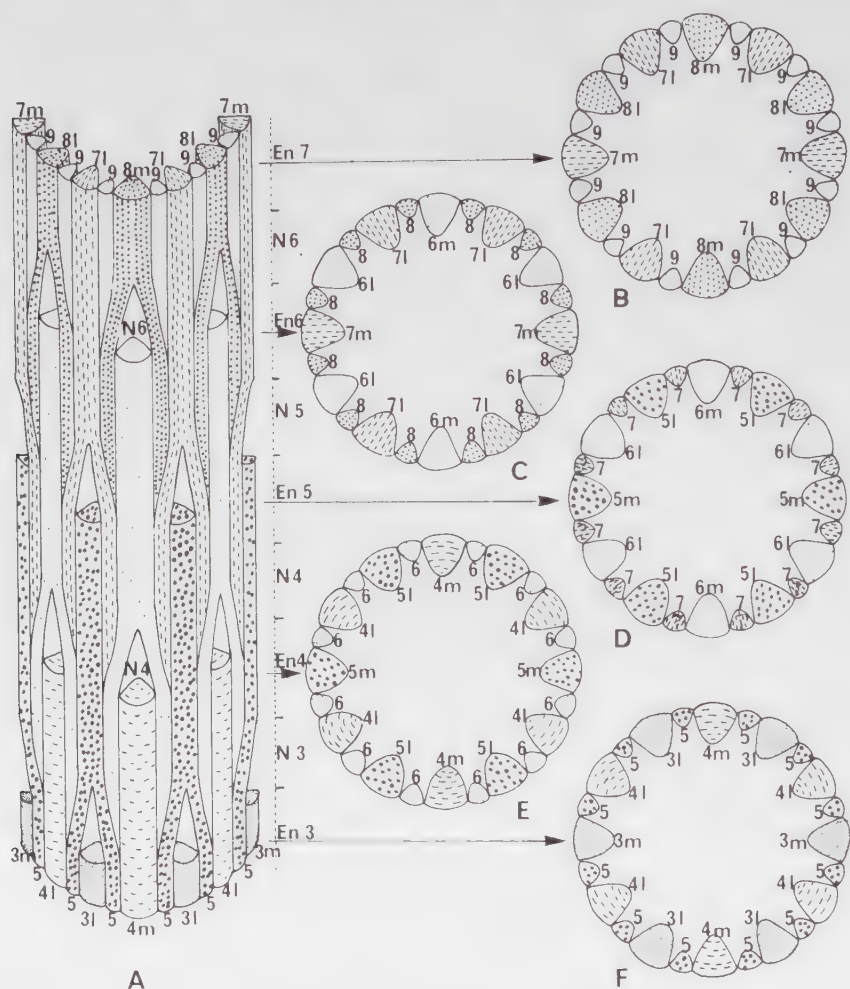


FIG. 53. — Trajet et raccordement des traces foliaires entre le troisième et le septième entrenœud de la tige.

A : reconstitution du trajet des traces foliaires appartenant aux paires de feuilles numéros 3 à 9. (m. : trace médiane, l. : traces latérales.)

B à F : coupes transversales schématisques montrant la disposition des diverses traces foliaires dans les entrenœuds 3 à 7.

Ainsi, une coupe transversale, pratiquée à quelque niveau que ce soit, dans un entrenœud jeune, montre toujours 24 faisceaux. Ceux-ci se retrouvent dans une tige âgée, même de plusieurs années, sous forme de 24 pôles vasculaires.

Afin de simplifier la figure 53, A, nous n'y avons pas fait figurer les traces des bourgeons axillaires. Celles-ci sont peu importantes car elles ne s'individualisent que sur une hauteur restreinte. Lorsque le faisceau foliaire médian d'une feuille s'écarte du cylindre conducteur, il envoie une courte ramification vers le bourgeon axillaire correspondant. Cette branche passe, comme le faisceau, par la fenêtre foliaire centrale. Les traces des bourgeons axillaires ne sont donc visibles qu'au niveau des nœuds et n'existent pas dans les entrenœuds.

La disposition très régulière des traces foliaires observée dans la tige jeune est un peu compliquée par l'élongation du rameau. Les insertions des trois traces de chaque feuille se décalent l'une par rapport à l'autre. Dans la tige adulte, les deux traces latérales pénètrent légèrement au-dessus de l'insertion de la trace médiane. Les fenêtres foliaires, elles-mêmes, sont ultérieurement oblitérées par la croissance secondaire des faisceaux.

La structure et le trajet des traces des écailles sont identiques à ceux des feuilles, mais l'aspect général est un peu modifié par la très faible croissance en longueur des entrenœuds à ce niveau de la tige ainsi que par le peu d'importance des bourgeons axillaires des écailles.

Le trajet des faisceaux dans les rameaux adultes est donc semblable à celui qui est décrit par HOLDEN et BEXON (1923) et par WHITE (1955) dans les germinations de Sycomore.

CHAPITRE II

LES BOURGEONS ET LEURS CORDONS PROCAMBIAUX AU COURS DES SAISONS

I. — LE FONCTIONNEMENT DE L'APEX ET L'INITIATION DU PROCAMBIUM

A la fin de l'hiver, le point végétatif inclus dans un bourgeon (Pl. VI, fig. 1) se présente comme un dôme plus ou moins aplati, dont la hauteur au-dessus de l'insertion de la troisième paire de feuilles est de 80 à 100 μ . La base du point végétatif est elliptique et son plus grand diamètre se trouve dans le plan de symétrie de la troisième paire d'ébauches où il mesure 300 μ en moyenne. Dans ce plan, les initiums de la cinquième paire de feuilles peuvent parfois se distinguer. Dans le plan perpendiculaire, la quatrième paire de feuilles est à l'état de jeunes ébauches et, au niveau de son insertion, le petit diamètre de base du dôme apical n'atteint que 150 μ environ.

Les couches superficielles de ce dôme apical forment une *tunica* plurisériée qui recouvre un petit massif de cellules irrégulièrement disposées, le *corpus*. Le méristème médullaire, peu distinct, passe insensiblement à la moelle. Les parois des cellules médullaires s'épaississent progressivement depuis le sommet de l'apex jusqu'à la base de la première paire d'ébauches foliaires. Au-dessous, au niveau de l'insertion des dernières écailles, les membranes cellulosiques très épaissies donnent à cette région de la moelle l'aspect d'un diaphragme collenchymateux (Pl. XV, fig. 2). Dans la partie inférieure du bourgeon, la moelle est formée de cellules plus ou moins dégénérées séparées par des méats importants, puis par des cellules mortes aux parois sclérifiées.

Dans les jeunes germinations de Sycomore, WHITE (1955) décrit une tunica unisériée, ce qui nous paraît peu en accord avec ses propres illustrations : sur celles-ci, en effet, les apex ressemblent beaucoup à ceux des rameaux adultes et présentent, à leur périphérie, deux ou trois assises régulières; en outre, des divisions périclinales sous-épidermiques initiant une nouvelle paire de feuilles sont parfaitement visibles sur la première photographie.

Les colorations au vert de méthyle-pyronine effectuées à la fin de l'hiver, le 1^{er} mars par exemple, montrent dans le point végétatif une zone apicale claire encadrée par deux massifs cellulaires d'un rose plus foncé (Pl. VI, fig. 1). Ceux-ci, comme le prouvent les contrôles faits sur des coupes traitées à la ribonucléase, sont plus riches en ARN que la zone apicale : ils représentent les sections de l'anneau initial. Bien qu'il ne montre à cette époque aucune activité prolifératrice, l'anneau initial se distingue cependant par sa plus grande teneur en ARN. Le méristème médullaire et la moelle ont une teinte rose à peine plus foncée que celle de la zone apicale. Par contre, le procambium des ébauches foliaires tranche nettement par sa coloration rouge intense.

Tel est l'aspect du point végétatif du Sycomore à la fin de l'hiver ; nous nous proposons d'étudier maintenant les modalités de son fonctionnement au cours des diverses saisons.

1° La reprise d'activité et la formation des feuilles au printemps.

A. — LA REPRISE D'ACTIVITÉ

Les premières mitoses se produisent dans les bourgeons à la fin de février et se localisent pendant quelques jours dans le parenchyme ou le procambium des jeunes ébauches foliaires. Les divisions gagnent ensuite l'anneau initial, mais elles n'y apparaissent parfois pas avant le 8 ou le 10 mars. A partir de ce moment, de nouvelles paires de feuilles s'initient, tandis que de nombreuses mitoses dans le méristème médullaire et dans toute la moelle assurent l'élongation de la jeune tige. Au niveau des quatre premiers entrenœuds, des cloisonnements transversaux s'observent parmi toutes les cellules de l'écorce, des cordons procambiaux et de la moelle. Ces divisions peuvent se répéter et il est fréquent de voir, dans la moelle par exemple, des files de quatre à cinq cellules aplaties, séparées par des cloisons fines, et restant délimitées par la membrane épaisse de la cellule-mère qui leur a donné naissance (fig. 58, *D*, *F* et 61, *C*). La jeune tige s'allonge ainsi considérablement tout en demeurant incluse dans le bourgeon dont les écailles internes s'accroissent également. En un mois, la taille du bourgeon passe de 1 à 3 cm et le débouillage se produit lorsque la jeune tige atteint elle aussi à peu près 3 cm.

La reprise des divisions au niveau des ébauches foliaires et leur propagation vers l'anneau initial rappellent ce qui a été décrit par BUVAT (1953) dans les apex de Blé au moment de la germination.

B. — LA FORMATION DE NOUVELLES ÉBAUCHES FOLIAIRES

Le mois précédant le débouillage est particulièrement favorable à l'étude de l'initiation des feuilles et de leur procambium. En effet, trois à quatre nouvelles paires d'ébauches se forment pendant ce temps. Celles qui s'édifient par la suite donneront des écailles dans la plupart des cas, puisque seule une assez faible proportion de branches porte plus de huit à neuf paires de feuilles. En général, la production des écailles dans les rameaux longs précède ou suit de peu le débouillage.

L'édification des feuilles par l'apex du Sycomore est semblable à celle qui a été décrite pour d'autres plantes à feuilles opposées décussées comme le Lilas (LOUIS, 1935), le Fusain (CODACCIONI, 1954) ou la Scabieuse (LANCE, 1958), bien que les types de ramification de ces espèces soit différents. Les étapes de la formation d'une paire d'ébauches foliaires, par exemple la sixième paire, se trouvent illustrées par les figures 1 à 3, Pl. IV. Les coupes photographiées avaient été traitées par le vert de méthyle-pyronine, de manière à mettre en évidence les régions méristématiques riches en ARN. Quelques relevés de mitoses (fig. 54) nous ont permis, une fois de plus, de vérifier le rapport entre la richesse en ARN et l'activité prolifératrice d'un groupe de cellules.

Pendant que se développe la cinquième paire d'ébauches, observons ce qui se passe dans le plan perpendiculaire au plan sagittal de ces ébauches. Là, l'apex s'élargit par de nombreuses mitoses anticlines et par quelques divisions périclines profondes et constitue ainsi les sous-bassements foliaires de la sixième paire (Pl. IV, fig. 1). A l'aisselle des feuilles de la quatrième paire, des cloisonnements anticlines répétés provoquent la formation de files de cellules presque parallèles qui constituent une « zone en coquille ». Ce massif cellulaire marque l'emplacement des futurs bourgeons axillaires de la quatrième paire de feuilles. En même temps que se forme cette zone à la fin du cinquième plastochrone, les primordiums de la cinquième paire achèvent de s'édifier aux dépens de l'anneau initial en constituant leurs extrémités latérales ou cornes foliaires. Les cornes foliaires d'une même paire se rejoignent de part et d'autre de l'apex, et leur initiation se marque dans le plan perpendiculaire aux ébauches de la cinquième paire par des mitoses périclines des deuxième et troisième assises tunicales à la partie inférieure de l'anneau initial (Pl. VIII, fig. 1). A ce moment et dans le même plan, d'autres divisions périclines se remarquent dans les mêmes assises, mais dans la région supérieure de l'anneau (Pl. VIII, fig. 1) : ce sont ces cloisonnements qui initient la sixième paire de feuilles. Le point végétatif atteint à cette époque son aire maximale et son diamètre varie suivant les échantillons entre 400 et 450 μ . La prolifération cellulaire très active dans les initiums entraîne leur

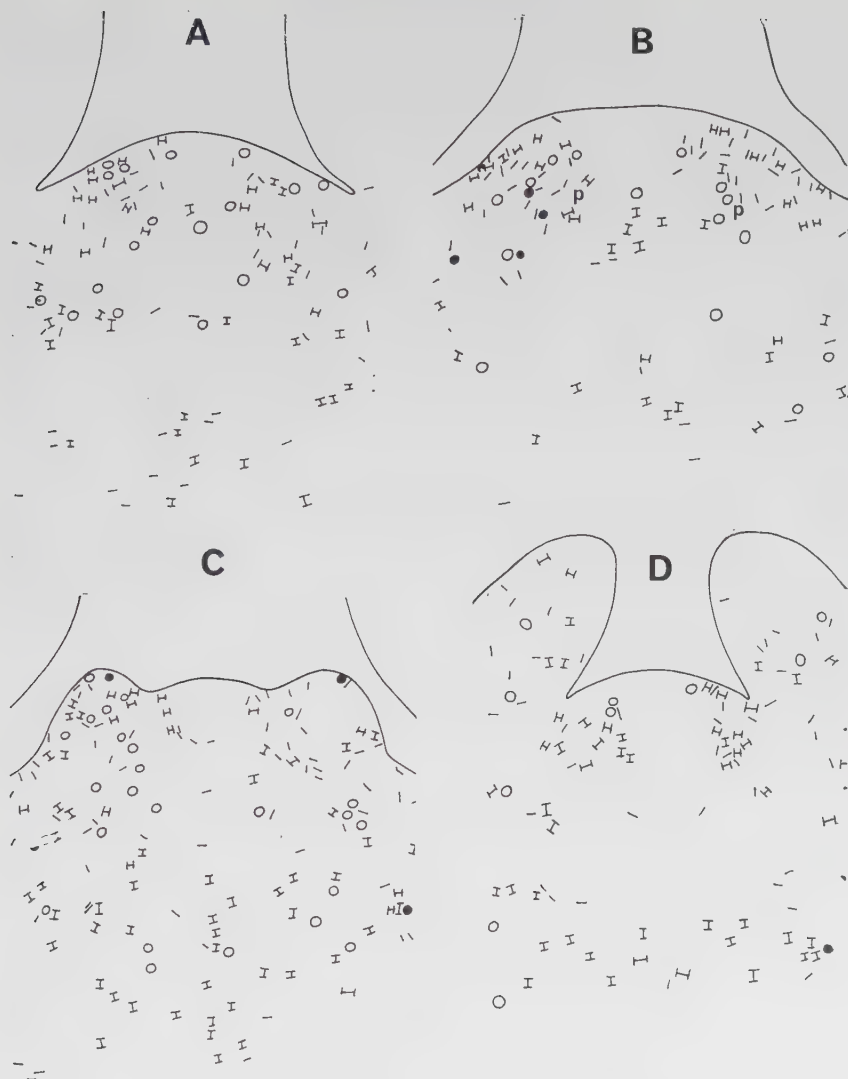


FIG. 54. — Répartition des mitoses dans les points végétatifs au cours de la formation de la sixième paire de feuilles : le sommet de l'apex demeure dépourvu de mitoses tout au long d'un plastochrone. Les figures **A**, **B**, **C** correspondent aux mêmes stades d'un plastochrone que les figures 1, 2 et 3 de la planche IV. Chacun des relevés porte sur les coupes axiales de quatre apex. O : prophases; — : métaphases; H : anaphases ou télophases; les cercles noirs représentent des métaphases en vue polaire.

A. Constitution des soubassements foliaires de la sixième paire de feuilles pendant la formation de la cinquième paire de feuilles dans le plan perpendiculaire à celui de la coupe (plastochrone 5).

B. Initiums de la sixième paire (début du plastochrone 6). Remarquer les mitoses périclinales (*p.*) profondes initiant le procambium.

C. Primordiums de la sixième paire (milieu du plastochrone 6). L'anneau initial se régénère par des mitoses nombreuses des cellules bordant la zone apicale inactive.

D. Jeunes ébauches de la sixième paire (fin du plastochrone 6). On voit toujours les mitoses de régénération de l'anneau initial.

surrection sous forme de deux primordiums (Pl. IV, fig. 3). Le point végétatif est très largement entamé et son diamètre, dans ce plan, se réduit alors à 150 μ environ. L'anneau initial se régénère par des mitoses anticlines (fig. 54, C). Certaines cellules externes de la zone apicale se cloisonnent parfois, participant ainsi à la restauration de l'anneau. Les jeunes ébauches croissent en hauteur tout en continuant à former leurs cornes latérales aux dépens de l'anneau initial. Lorsque ces cornes se rejoignent dans le plan sagittal de la cinquième paire de feuilles, l'initiation de la septième paire débute dans ce même plan. Pendant ce septième plastochrone, dans le plan de la sixième paire de feuilles, l'apex s'élargit et constitue les soubassements foliaires de la huitième paire, tandis qu'apparaissent à l'aisselle des feuilles de rang 6 les zones en coquille où se formeront les bourgeons axillaires.

TABLEAU VII. — DIMENSIONS DES NUCLÉOLES DANS L'APEX
EN PÉRIODE D'ACTIVITÉ

Valeurs maximales du diamètre exprimées en microns.

Zone apicale	2,5 à 3 μ .
Anneau initial	3,5 μ .
Méristème médullaire :	
Région supérieure	3,5 à 4 μ .
Région inférieure	2,5 à 3 μ .
Zone axillaire :	
Assises superficielles	2,5 μ .
Assises profondes	3,5 μ .

La comparaison des coupes colorées par la pyronine et des relevés de mitoses correspondants montre bien que la zone apicale, très peu active, est également pauvre en ARN, tandis que l'anneau initial et les primordiums, où la prolifération cellulaire est intense, sont au contraire très riches en ARN. Cependant, la teneur en ARN du méristème médullaire apparaît plus importante que celle de la moelle, bien que l'activité prolifératrice soit sensiblement équivalente au niveau de ces deux territoires. D'autre part, le diamètre des nucléoles est, comme on pouvait s'y attendre, plus important dans les régions les plus méristématiques. Le tableau VII donne la taille moyenne des nucléoles dans les diverses régions de l'apex.

C. — INITIATION ET ÉVOLUTION DU PROCAMBIUM

Au moment où débute l'initiation de la sixième paire de feuilles, des divisions périclinales profondes se remarquent dans les quatrième et cinquième assises de l'apex (Pl. VIII, fig. 1 et fig. 58, A), ainsi que

dans les soubassements des cornes foliaires de la cinquième paire. Ce sont là les premières divisions qui assurent la mise en place du procambium de la sixième paire d'ébauches : l'initiation d'une feuille et celle de son procambium médian sont donc simultanées.

Dans le plan sagittal de la sixième paire, les divisions procambiales sont visibles dans les soubassements foliaires 5 et 6, c'est-à-dire au niveau des futurs entrenœuds 5 et 6, mais elles s'arrêtent à la limite de la zone axillaire. Cette région fait partie de la fenêtre foliaire médiane du quatrième nœud. Les coupes axiales ne permettent donc pas d'observer la formation du procambium de la sixième paire dans le quatrième entrenœud et son raccord avec les faisceaux des quatrième et cinquième paires de feuilles. Il faut rechercher les traces de ce procambium sur les coupes latérales (Pl. VIII, fig. 2 et 3). Cette étude est un peu délicate en raison de l'obliquité des traces. Au moment où débute l'initiation de la sixième paire de feuilles, le raccord entre le cordon médian de la quatrième paire et l'un des cordons latéraux de la cinquième se voit au niveau du troisième nœud à une quarantaine de microns à peu près de part et d'autre du point végétatif (Pl. VIII, fig. 3). A partir de ce point, les coupes successives en direction du plan médian (Pl. VIII, fig. 2) montrent, dans les quatrième et cinquième assises de l'apex, des mitoses obliques ou périclines qui dessinent déjà, sur une hauteur de 70 μ environ (celle du troisième entrenœud), le futur procambium médian de la sixième paire. Ces deux traces confluent dans le plan médian au niveau du soubassement foliaire de la cinquième paire, juste sous l'anneau initial (Pl. VIII, fig. 1). Avant l'extrême fin du cinquième plastochrone, l'existence du cordon procambial médian de la sixième paire est impossible à déceler dans les deux derniers entrenœuds précédemment formés (cf. Pl. IX, fig. 2).

Au fur et à mesure que croît l'initium foliaire, le procambium prend de l'importance grâce à des cloisonnements longitudinaux répétés. Il se prolonge ensuite dans la jeune ébauche et ses cellules étroites et très riches en ARN l'individualisent nettement par rapport aux cellules voisines qui se différencient déjà (Pl. IV, fig. 3 et VI, fig. 2). En même temps que le primordium s'accroît en hauteur, sa base s'élargit et encercle le point végétatif par ses cornes foliaires. C'est là qu'apparaissent, à la fin du sixième plastochrone, les deux cordons latéraux de la sixième paire. Leur initiation se fait exactement de la même manière que celle du cordon médian.

Les traces des bourgeons axillaires se différencient entre les faisceaux médians et la base de la zone axillaire, assez tardivement, en général au cours du troisième plastochrone qui suit l'initiation foliaire. La figure 3 de la Planche IV montre leur formation à l'aisselle de la quatrième paire de feuilles.

Dès son initiation, le procambium se distingue sur les coupes longitudinales par sa teneur en ARN plus forte que celle des cellules du soubassement foliaire et par la forme plus étroite de ses cellules. Au niveau des futurs entrenœuds 4 et 5, sous l'anneau initial, le procam-

bium se constitue aux dépens de cellules moins riches en ARN, déjà un peu différenciées. Il n'existe donc pas dans la tige de Sycomore, au-dessous de l'anneau initial, de prodesmogène au sens strict, c'est-à-dire de méristème réservé à cellules isodiamétriques. Un autre problème se pose maintenant à nous, celui de savoir si, au moment de son initiation, le procambium forme un anneau sous-jacent à l'anneau initial ou bien s'il se différencie d'emblée sous forme de cordons séparés. Pour y répondre, l'examen des coupes transversales doit compléter l'observation des coupes longitudinales.

Les Planches IX et X présentent une série de sections transversales effectuées dans un même bourgeon à des niveaux différents et traitées suivant la technique de Brachet. Dans la partie foliaire des ébauches, ces cordons sont unis entre eux et unis aux cornes foliaires par une bande de tissu méristématique qu'il est possible de considérer comme du prodesmogène (Pl. IX, fig. 1) : c'est là en effet un méristème réservé où se différencieront les faisceaux pétiolaires et les nervures du limbe. Dans les soubassements foliaires, au contraire, les cordons appartenant aux différentes feuilles restent distincts (Pl. X). La dernière paire de feuilles formée par cet apex, la cinquième, est au stade de primordium et ses cornes foliaires ne sont pas encore différenciées, à peu près comme pour le point végétatif représenté en coupe longitudinale Planche IX, figure 3. A ce moment, le procambium est peu distinct dans le primordium lui-même, mais au-dessous de l'anneau initial, c'est-à-dire à 70 μ environ sous le sommet apical, le cordon central est visible aussi bien sur les coupes longitudinales que sur les coupes transversales (Pl. IX, fig. 2). Il est séparé des deux cordons méristématiques correspondant aux cordons latéraux, par des cellules assez grandes et moins riches en ARN. Il n'existe donc pas, sous l'anneau initial, de cylindre procambial. A ce stade, *aucune trace des cordons de la prochaine paire de feuilles, la sixième, ne peut être repérée*. Bien plus, des cellules déjà un peu différenciées se trouvent là où ils se formeront. Par conséquent, *le procambium de la sixième paire se constituera, pour sa partie inférieure, à partir des cellules déjà partiellement différenciées des soubassements foliaires des feuilles précédentes et, pour sa partie supérieure, à partir des cellules très méristématiques dérivées de l'anneau initial*.

Au niveau du troisième nœud, 155 μ au-dessous du sommet de l'apex, les six cordons de la cinquième paire se divisent en deux, délimitant ainsi les fenêtres foliaires par où pénétreront les faisceaux et les traces axillaires de la troisième paire (Pl. X, fig. 1). La figure 2 de la Planche X, prise 60 μ plus bas, montre le raccordement entre les traces de la troisième paire et celles des feuilles supérieures. L'anneau proconducteur mis en place est constitué par les traces distinctes des trois dernières paires de feuilles. Entre chacune de ces traces, demeurent quelques cellules interfasciculaires plus différenciées qui apparaissent, sur les coupes, plus claires, car plus vacuolisées et moins riches en ARN.

Ainsi, nous ne voyons jamais, sous l'anneau initial, de cylindre ou d'anneau procambial, mais toujours des cordons distincts.

Dans les traces de la quatrième paire, se remarquent déjà des vaisseaux. Les premiers éléments conducteurs se forment en effet dès la fin du plastochrone suivant celui de l'initiation, sous forme d'un tube criblé et d'une trachéide dans chaque cordon. Ils ne s'observent jamais plus tôt. Il est difficile de dire si cette différenciation est basipète ou acropète, car elle est très rapide et semble simultanée sur toute la longueur des soubassements foliaires et du futur pétiole. A partir de ce moment, il n'est plus possible de parler de cordons procambiaux; ce sont déjà de jeunes faisceaux.

2° *La formation des écailles.*

L'initiation foliaire cesse en général au cours de la première quinzaine de mai et cède la place à la production des écailles du futur bourgeon d'hiver. La formation de la première paire d'écailles débute de manière identique à celle d'une paire de feuilles, aussi est-il difficile de savoir, en avril ou au début de mai, si un initium ou un primordium donnera une paire de feuilles ou bien une première paire d'écailles. Cette incertitude est accrue par suite de l'existence de formes de transition entre feuilles et écailles, par exemple des feuilles atrophiées où la distinction entre pétiole et limbe est encore nette; bien plus, une même paire d'ébauches peut donner naissance à une feuille d'un côté, à une écaille de l'autre. Feuilles et écailles ne peuvent être distinguées en toute sûreté que lorsque l'ébauche atteint 200 à 300 μ de hauteur et que le limbe et le pétiole se différencient l'un de l'autre. A ce moment, en outre, les ébauches des écailles se recourbent au-dessus du dôme apical (Pl. V, fig. 3), tandis que celles des feuilles demeurent dressées (Pl. IV, fig. 1). Pour ces raisons, la formation des écailles est plus aisée à étudier, lorsque les deux ou trois premières paires sont déjà reconnaissables.

La Planche V montre les diverses étapes de l'édification de la sixième paire d'écailles. Au moment de l'initiation, à partir de la troisième paire, l'apex a une forme un peu différente de celle qu'il présente lors de la production des feuilles. En effet, la réduction des zones axillaires des écailles entraîne l'édification des cornes latérales, juste à l'aisselle des écailles de la paire précédente. La paire suivante s'initie juste au-dessus des cornes latérales; cette initiation se fait plus bas ou plus latéralement que celle d'une paire de feuilles, comme le montre la comparaison des figures 1 et 2 des Planches IV et V. De plus, l'accroissement des primordiums semble plus lent pour les écailles que pour les feuilles, par rapport à la vitesse de régénération de l'anneau initial. Aussi l'apex, qui paraissait aplati au moment de la surrection des primordiums foliaires (Pl. IV, fig. 3), est-il bombé lors de celle des primordiums d'écailles (Pl. V, fig. 1 et 2). Ce fait est d'autant plus

sensible qu'il s'agit d'écailles de rang plus élevé. Enfin, la face dorsale des jeunes ébauches croît plus vite, la parenchymatisation « dorsale » est plus précoce et les écailles se recourbent ainsi au-dessus du point végétatif.

Le procambium des écailles s'initie et évolue de la même façon que celui des feuilles, aussi ne décrirons-nous pas en détail les différentes étapes de sa formation. Celles-ci sont bien visibles sur les figures de la Planche V. Remarquons, toutefois, que les cordons procambiaux des écailles ont un diamètre inférieur à celui de leurs homologues foliaires. L'apparition des premiers éléments conducteurs se fait dans les premières paires d'écailles, comme pour les feuilles, à la fin du plastochrome qui suit celui de leur initiation. Dans les deux dernières paires, cette différenciation est souvent plus tardive.

La formation des écailles est accompagnée d'un ralentissement sensible de la croissance apicale. La croissance intercalaire est également très réduite à ce niveau. Ainsi, les tissus conducteurs dérivés du procambium des écailles ne forment-ils que 2 % environ de la longueur totale du cylindre conducteur de la tige adulte.

Ce ralentissement de la croissance entraîne une réduction du méristème médullaire. Ce dernier, qui comprend 4 à 8 assises de cellules en avril et en mai, n'en renferme plus que 3 à 4 à la fin de la période de formation des écailles.

Entre le début de mai et la mi-juin, un apex de Sycomore produit 6 à 7 paires d'écailles. Dans quelques cas, nous n'en avons dénombré que 5 et, parfois, nous avons pu en compter 8. La dernière paire d'écailles a souvent une croissance plus verticale et laisse un espace vide au-dessus de l'apex, comme l'a remarqué SCHÜEPP (1929). Mais l'instabilité du nombre d'écailles formées ne permet pas de reconnaître avec certitude le début de l'initiation des feuilles « estivales » par le point végétatif.

3° La production estivale d'ébauches foliaires et la constitution du bourgeon d'hiver.

En juillet et en août, le point végétatif recommence à édifier des feuilles, mais celles-ci demeurent à l'état d'ébauches. Elles passent l'hiver à l'intérieur du bourgeon et achèvent leur développement au printemps suivant. Ces feuilles et leurs cordons procambiaux sont initiés par l'apex exactement de la même manière qu'au printemps. Cependant, la production des ébauches se fait sur un rythme plus lent. Dans le cas d'une tige de 16 feuilles par exemple, 4 nouvelles paires de feuilles et 6 paires d'écailles sont constituées depuis le début de mars jusqu'au début de juin, soit une paire d'ébauches tous les 8 ou 10 jours. Au contraire, en été, il faut deux mois à deux mois et demi, entre la première quinzaine de juin et le courant d'août, pour

que se forment les quatre paires de feuilles estivales; l'apex ne produit à cette époque qu'une paire d'ébauches tous les 15 jours.

Ce ralentissement de l'activité génératrice du point végétatif est parfois sensible dès la fin de la production des écailles. L'apex s'élargit alors davantage entre deux initiations successives. L'accroissement de l'aire maximale est assez net sur la figure 2, Planche XIV.

Certains caractères, cependant, distinguent les cordons procambiaux des ébauches foliaires estivales. Ni vaisseaux, ni tubes criblés ne s'y différencient avant l'hiver. Les éléments conducteurs ne se forment qu'au printemps suivant lors de la reprise d'activité apicale. La croissance des entrenœuds étant très faible en été, les cellules procambiales provenant des cloisonnements longitudinaux restent au même niveau et les cordons ont un aspect régulièrement étagé (cf. Pl. VII, fig. 3). Au-dessus des fenêtres foliaires, de grandes cellules presque vides se remarquent aussi bien dans les faisceaux des écailles que dans les cordons foliaires (fig. 65, *B* et Pl. XIV, fig. 2).

Sauf exception, l'initiation de nouvelles feuilles est achevée au début de septembre. Quatre paires de feuilles sont alors présentes, à l'état d'ébauches, dans les bourgeons. Dans certains d'entre eux, existent aussi les initiums de la cinquième paire, mais leur développement ne se poursuit pas au-delà (CATESSON, 1964).

En même temps que se forment les ébauches foliaires estivales, les parois des cellules médullaires s'épaississent (fig. 63 et Pl. XV, fig. 1). Une sorte de diaphragme collenchymateux se forme au niveau de l'insertion de la dernière paire d'écailles (fig. 64 et Pl. XV, fig. 2). Les cellules médullaires situées au-dessous dégénèrent rapidement, tandis que celles qui sont placées au-dessus se chargent de réserves et constituent la moelle de la tige de l'année suivante. La zonation de la moelle que nous avons observée dans les bourgeons d'hiver s'établit ainsi progressivement.

4° *L'arrêt de l'activité des points végétatifs.*

Au début de septembre, les ébauches foliaires sont toutes formées et il ne se produit plus de nouvelles initiations. Cependant, les divisions se poursuivent encore longtemps dans les bourgeons. Elles se rencontrent en assez grand nombre dans l'anneau initial, le méristème médullaire et la moelle jusqu'à la fin d'octobre. Elles assurent la restauration et l'élargissement de l'apex, tandis que les jeunes feuilles continuent à croître. Le méristème médullaire est cependant réduit à deux ou trois assises de cellules.

Les mitoses cessent en novembre dans le territoire apical. Elles ne se produisent plus que dans le limbe des ébauches foliaires où leur fréquence diminue d'ailleurs très rapidement. A la mi-décembre, elles sont devenues pratiquement inexistantes, bien qu'il soit possible d'en

voir encore çà et là. A partir de la mi-décembre et jusqu'à la fin de février, nous n'avons jamais observé de divisions dans les bourgeons qui sont réellement entrés en repos.

5° Remarques sur les bourgeons axillaires.

Chez le Sycomore, la formation des bourgeons axillaires débute au cours du deuxième plastochrone suivant l'initiation foliaire. Les cellules de la zone axillaire sont à ce moment moins méristématiques que celles de l'anneau initial, bien qu'elles conservent de gros nucléoles. La naissance d'un bourgeon se marque par une légère dédifférenciation de ces cellules; les vacuoles diminuent de taille et l'ARN cytoplasmique augmente. Le procambium de ces bourgeons se différencie ultérieurement à partir de la trace médiane de la feuille correspondante. Les bourgeons axillaires produisent 6 à 7 paires d'écailles puis 4 paires de feuilles, exactement comme les apex terminaux. A l'aiselle des écailles, les bourgeons ne se forment pas aussi régulièrement et, lorsqu'ils existent, leur évolution ne dépasse pas un stade embryonnaire.

Cette disparité entre feuilles et écailles explique sans doute les différences observées par WHITE (1955) dans l'apparition des bourgeons axillaires dans les germinations de Sycomore. En effet, cet auteur étudie de jeunes plantes entre le sixième et le quatorzième plastochrone, c'est-à-dire pendant une période portant à la fois sur la formation des feuilles et sur celle des écailles, puisque les jeunes *Acer pseudoplatanus* ne forment que de 2 à 7 paires de feuilles durant leur première année.

Chez certaines plantes, les bourgeons axillaires ont une origine foliaire comme l'ont montré MAJUMDAR et DATTA (1946) pour le *Leonurus* et l'*Heracleum* et KUNDU et RAO (1957) pour le *Boehmeria*. Au contraire, les bourgeons axillaires des feuilles de Sycomore ont une origine axiale précoce comme ceux des diverses Magnoliales étudiées par GARRISON (1955) et par TUCKER (1963). Leur développement rapide les oppose également à ceux d'arbres tels que *Betula papyrifera* (GARRISON, 1949) où la formation des bourgeons dure plus d'un an.

II. — RAPPORTS ENTRE L'ACTIVITÉ SAISONNIÈRE ET LA TENUEUR DES POINTS VÉGÉTATIFS EN ARN

La plupart des préparations qui nous ont servi pour étudier le fonctionnement des apex ont été traitées suivant la technique de Brachet, de manière à mettre les ARN en évidence. A la fin de février, avant la reprise d'activité des bourgeons, nous avons vu que l'anneau

initial et le procambium se distinguaient nettement par leur richesse en ARN supérieure à celle des autres régions, tandis que la zone apicale était remarquablement pauvre (Pl. VI, fig. 1).

Lorsque l'activité reprend (Pl. IV et Pl. VI, fig. 2), la coloration par la pyronine devient beaucoup plus intense dans l'anneau initial, les pointes des ébauches et le procambium indiquant une augmentation de la teneur en ARN. Le méristème médullaire s'enrichit par rapport à la moelle. Les zones très méristématiques conservent une importante quantité d'ARN tant que dure la production des feuilles et des écailles. Cependant, lors de la formation de ces dernières, le méristème médullaire devient progressivement moins colorable par la pyronine (Pl. V), tandis que se ralentit l'élongation de la tige sous le point végétatif. Nous constatons également que les ébauches des écailles, dont la croissance est limitée, sont dans leur ensemble moins riches en ARN que les ébauches foliaires : ce fait est particulièrement frappant si l'on compare la figure 2 de la Planche VI à la figure 3 de la Planche V où les ébauches des sixièmes paires de feuilles et d'écailles ont à peu près les mêmes dimensions.

En juillet (Pl. VI, fig. 3), lors de l'édification des premières feuilles estivales, le contraste entre la richesse en ARN de l'anneau initial et des jeunes ébauches et celle de la zone apicale est encore très grand. Ce contraste se maintient jusque vers la mi-août, pendant que se forment les quatre paires de feuilles estivales, puis diminue assez rapidement. Désormais, les coupes faites au cours des mois d'automne et d'hiver (Pl. VII) montrent à peu près la même quantité et la même répartition de l'ARN que celles que nous avons observées en février. Le méristème médullaire devient indiscernable. La coloration est presque uniforme dans les dernières ébauches et dans la jeune tige. La zone apicale est un peu plus claire que ces régions. L'anneau initial et les cordons procambiaux conservent une assez grande teneur en ARN, mais bien moins importante qu'au moment de la production d'ébauches par les apex.

D'une manière approximative, nous pouvons dire que l'ARN se rencontre dans les zones où la multiplication cellulaire est intense, et sa teneur dans le bourgeon est nettement plus forte en période d'activité qu'en période de repos. C'est là un phénomène général; nous l'avons également constaté au cours du cycle annuel du cambium. Mais le parallélisme entre l'intensité de la prolifération cellulaire et la richesse en ARN n'est pas rigoureux. En particulier, au printemps, le méristème médullaire contient plus d'ARN que la moelle sous-jacente; or, les relevés de mitoses effectués à cette époque montrent une activité à peu près équivalente dans ces deux régions. D'autre part, en hiver, les divisions cessent partout dans l'apex, bien que l'anneau initial et le procambium conservent une plus forte teneur en ARN que le reste du bourgeon. La relation entre ARN et pouvoir de multiplication n'est donc pas élémentaire et il semble indispensable de garder présente à l'esprit cette complexité. La teneur en ARN caractérise

effectivement des degrés de l'état *méristématique* des cellules. Ce dernier est largement conditionné, pendant la vie végétative active, par l'antagonisme entre la prolifération et la tendance générale des cellules à se différencier. L'étude saisonnière des bourgeons montre au contraire que, pendant les périodes de dormance, l'arrêt de la prolifération n'est pas suffisant pour permettre la différenciation cellulaire, car celle-ci est alors inhibée par d'autres facteurs. C'est précisément cette fixité, cette immobilité générale, à la fois cytologique et physiologique, qui se trouve exprimée par le terme même de *dormance*. Une seule région de l'apex demeure tout au long de l'année pauvre en ARN et pratiquement inactive : la zone apicale. Le comportement particulier de la zone apicale se retrouve, lorsque l'on étudie l'élaboration et l'utilisation de certaines substances de réserve par les bourgeons.

III. — LA RÉPARTITION DE L'AMIDON ET DES LIPIDES DANS LES BOURGEONS ET SES MODIFICATIONS SAISONNIÈRES

Le cycle saisonnier de l'activité apicale s'accompagne de variations annuelles de la teneur des bourgeons en substances de réserve. Celles-ci s'accumulent à l'automne en quantités différentes dans les divers territoires apicaux et sont utilisées au cours du printemps.

1° Variations de la teneur des apex en lipides.

Pour étudier la localisation des lipides dans les apex, nous nous sommes servie de matériel fixé au mélange osmique de Meves, mais toutes les observations effectuées sur ces échantillons ont été vérifiées sur des bourgeons colorés au noir Soudan B ou au bleu BZL, après fixation au formol et coupe à congélation. Les préparations obtenues par cette dernière méthode, très démonstratives, ont l'inconvénient d'être épaisses et peu esthétiques. Les deux techniques nous ont donné les mêmes résultats et nous n'avons pas observé, dans le cas des apex, les légères disharmonies remarquées pour le cambium (cf. p. 325).

D'autre part, nous avons effectué, sur les points végétatifs, les mêmes essais d'identification des lipides que sur le cambium. Les résultats ont été toujours semblables : les lipides des bourgeons sont donc, eux aussi, constitués vraisemblablement de glycérides non saturés.

Les photographies des Planches XI (fig. 2 et 3) et XII représentent des apex fixés à différentes époques de l'année suivant la technique de Meves. En mars, au moment où reprend l'activité des points végétatifs, les lipides sont abondants dans la zone apicale, surtout dans

le corpus, ainsi que dans la moelle (Pl. XI, fig. 2). Ils existent aussi, quoique en moindre quantité peut-être, dans le méristème médullaire et le parenchyme des ébauches, surtout le parenchyme dorsal. Ils sont rares dans l'anneau initial et encore plus rares dans le procambium. Cette répartition se retrouve sur les coupes colorées au noir Soudan B (Pl. XI, fig. 1) et produit une zonation apicale qui est en quelque sorte le négatif de celle de la teneur en ARN.

Au fur et à mesure que s'initient de nouvelles feuilles, les lipides sont utilisés. Ils disparaissent en premier lieu de l'anneau initial, du méristème médullaire et de la moelle, puis ceux de la zone apicale sont hydrolysés à leur tour. Au début de mai (Pl. XI, fig. 3), les lipides sont presque totalement absents des bourgeons. Dans quelques apex, ils demeurent encore en faible quantité dans le corpus.

Vers la fin de mai, lorsque cesse l'élongation de la tige et que le rythme des initiations se ralentit, les lipides s'accumulent de nouveau dans la zone apicale. En juin (Pl. XII, fig. 1), ils sont bien visibles dans la tunica axiale et surtout dans le corpus. Le méristème médullaire, la moelle, l'anneau initial et les ébauches en sont complètement dépourvus. La répartition des lipides varie peu en juillet. Au cours du mois d'août, les cellules de la moelle se chargent de granulations lipidiques que nous pouvons voir sur la figure 2 de la Planche XII, prise au début de septembre. Cette accumulation continue progressivement en septembre et octobre et jusqu'en décembre (Pl. XII, fig. 3). A ce moment, la répartition et la teneur des lipides apicaux sont sensiblement celles que nous observions en mars. Elles demeurent ainsi pendant l'hiver jusqu'à la reprise printanière d'activité.

Des substances lipidiques de réserves s'accumulent donc dans les apex en été et en automne, en commençant par les régions les moins méristématiques, zone apicale puis moelle. Au printemps, ces réserves sont utilisées en commençant par celles des territoires les plus actifs, anneau initial, ébauches, méristème médullaire, moelle. C'est en dernier lieu que les lipides disparaissent de la zone apicale. Dans cette dernière région, l'utilisation tardive et l'accumulation précoce des réserves lipidiques confirment donc parfaitement les autres signes du peu de part active que prend la zone apicale dans l'organogénèse végétative.

2° Formation et utilisation de l'amidon dans les bourgeons.

Nous avons réalisé cette étude soit sur du matériel frais et coloré par le réactif iodo-ioduré, soit sur des coupes de bourgeons, après fixation au liquide de Regaud et traitement suivant la technique de Mac Manus. C'est à ces dernières préparations que correspondent les photographies des Planches XIII à XVI : l'amidon, coloré en rouge, y apparaît sous forme de granulations noires. Ce procédé nous a permis

de reprendre ces mêmes coupes pour les passer ensuite dans un bain d'hématoxyline, de manière à étudier conjointement le chondriome des diverses régions apicales.

En hiver, le sommet de l'apex, zone apicale, anneau initial et méristème médullaire, ainsi que les cordons procambiaux des jeunes feuilles, renferment très peu d'amidon. Par contre, dans toute la moelle, les

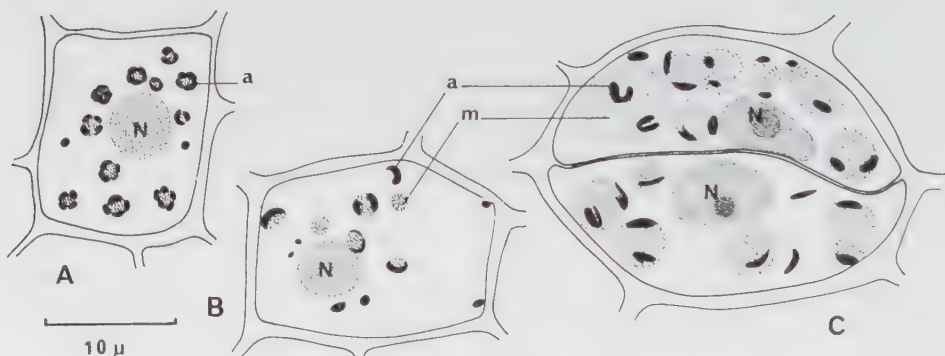


FIG. 55. — Fin mars : coupes à main levée dans un point végétatif, traitées par le réactif iodo-ioduré. Dans les cellules du méristème médullaire, (A), ou de la moelle (B, C) du bourgeon, les grains d'amidon (a.), colorés en bleu par l'iode, apparaissent disposés autour ou même englobés à l'intérieur de masses brunâtres ou violacées (m.) aux contours mal définis. Ces figures évoquent des processus d'hydrolyse des grains d'amidon, les produits de cette hydrolyse formant autour des grains des masses diffluentes. La substance plastidale, elle-même, n'est pas visible. N : noyau.

FIG. 56. — Variations saisonnières de la teneur en amidon des points végétatifs. Relevés de la répartition de l'amidon sur des coupes colorées suivant la technique de Mac Manus, après fixation au liquide de Regaud (cf. Pl. XII à XVI). Les points noirs représentent les grains d'amidon, les traits discontinus, le procambium.

F3 à F5 : feuilles des paires 3 à 5.

A. 5 janvier : l'amidon est fréquent dans la moelle, mais absent dans la région apicale.

B. 22 février : l'amidon se forme dans la région apicale, surtout dans sa partie centrale; en même temps, il devient un peu plus abondant dans la moelle.

C. 24 mars : l'amidon existe maintenant dans l'anneau initial, mais en très faible quantité. Il est assez abondant dans la zone apicale axiale et sa teneur a encore augmenté dans la moelle.

D. 29 mars : point végétatif peu avancé, encadré par les ébauches de la quatrième paire de feuille; l'initiation des feuilles printanières débute à peine (cf. Pl. XIII, fig. 1). L'amidon est très abondant dans toute la partie supérieure de la moelle.

E. 3 avril (cf. Pl. XIII, fig. 2) : les primordiums de la sixième paire encadrent le point végétatif. L'amidon a presque disparu de l'anneau initial et du méristème médullaire et il est devenu moins abondant dans la moelle.

F. 29 mars (cf. Pl. XIV, fig. 1) : bourgeon très avancé; les primordiums de la septième paire sont déjà visibles de part et d'autre de l'apex. L'amidon contenu dans les cellules médullaires a très notablement diminué : il a été utilisé pour l'édification des nouvelles feuilles et le début de la croissance de la jeune tige à l'intérieur du bourgeon.

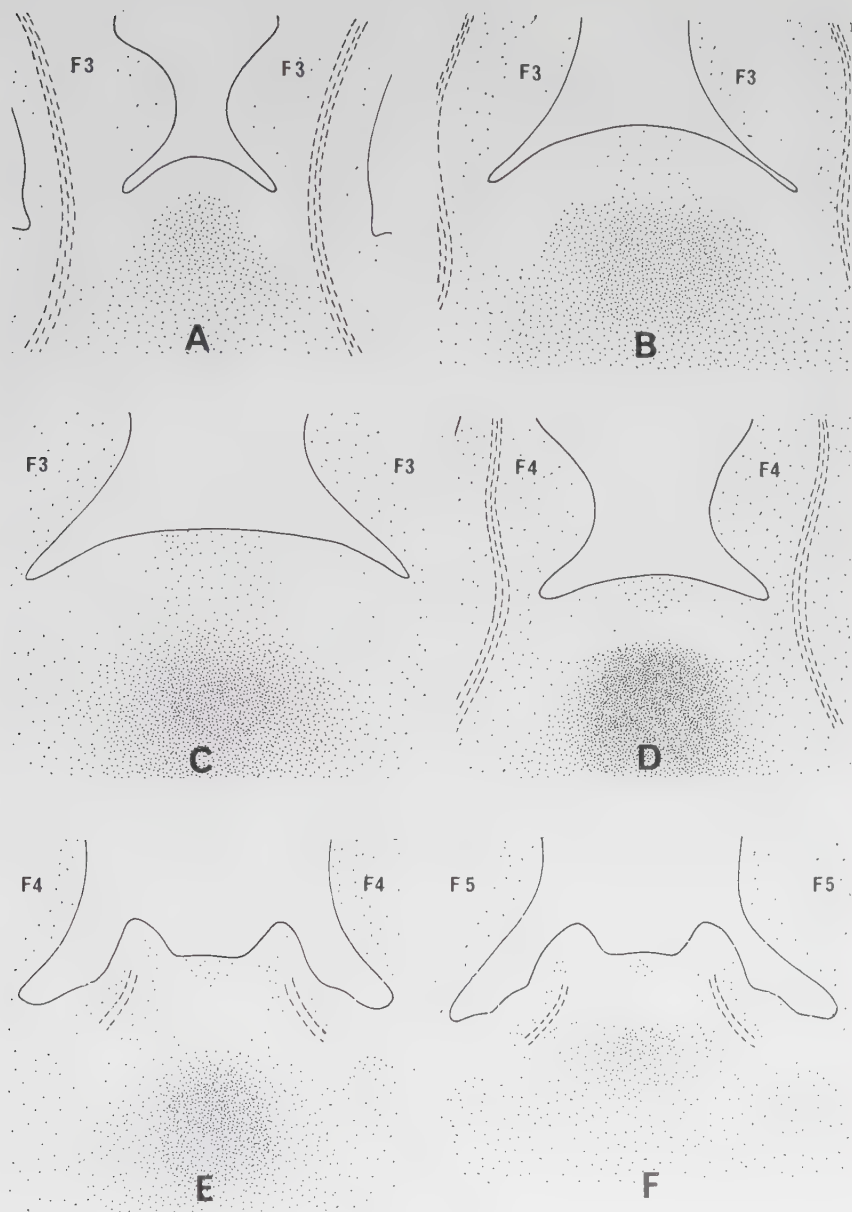


FIG. 56.

plastes amyliifères sont nombreux. Ils sont également présents dans le parenchyme foliaire des plus jeunes ébauches, mais en moindre quantité (fig. 56, A).

En février, les cellules du sommet de l'apex commencent à élaborer de l'amidon. C'est peut-être là un premier signe de leur « réveil ». Les plastes amyliifères sont encore rares et surtout minuscules dans l'anneau initial et la tunica axiale; ils sont bien visibles dans le corpus et deviennent importants dans les jeunes ébauches. Ils demeurent indiscernables dans le centre des cordons procambiaux (fig. 56, B).

En mars (fig. 56, C et D et Pl. XIII, fig. 1), l'amidon s'accumule dans tout l'apex, sauf dans le procambium. Dans la moelle, les cellules colorées par le réactif de Schiff suivant la technique de Mac Manus présentent souvent une teinte presque uniforme, due à l'agglomération des granulations rouges en amas irréguliers. L'action d'une solution iodo-iodurée sur du matériel frais montre qu'en réalité ces amas sont formés de grains d'amidon distincts, englobés dans une masse mal définie colorée par l'iode en un jaune brunâtre ou violacé, plus foncé que la teinte jaune pâle conférée au cytoplasme (fig. 55). Il s'agit peut-être là d'une altération des amas amyliacés précédant leur digestion.

En effet, au fur et à mesure que le rythme des divisions augmente dans l'apex, à la fin de mars, l'amidon est utilisé par les cellules (fig. 56, E et F; Pl. XIII, fig. 2 et XIV, fig. 1). Il disparaît très rapidement de l'anneau initial et du méristème médullaire tandis qu'il persiste dans la zone apicale (Pl. XVI, fig. 1). Quelques plastes amyliifères se rencontrent dans les soubassements foliaires ainsi que dans le parenchyme des ébauches. Dans la partie supérieure de la moelle, l'amidon est encore très abondant au moment où se forme la sixième paire de feuilles (fig. 56, E et Pl. XIII, fig. 2), mais sa teneur a consi-

Fig. 57. — Variations saisonnières de la teneur en amidon des points végétatifs (suite). E4 et E5 : écailles des paires 4 et 5; F1 à F3 : feuilles des paires 1 à 3.

A. 19 mai (cf. Pl. XVI, fig. 2) : ce point végétatif forme des écailles dont la quatrième paire est visible, à l'état d'ébauches, de chaque côté du dôme apical. L'amidon a presque totalement disparu; il ne se rencontre plus que dans les ébauches d'écailles.

B. 31 mai (cf. Pl. XV, fig. 1) : le point végétatif a vraisemblablement achevé l'édification des écailles, puisqu'il se trouve encadré par les ébauches très avancées de la cinquième paire. Il s'élargit avant de commencer à initier les feuilles estivales et de l'amidon se reforme alors un peu partout dans l'apex.

C. 12 juin (cf. Pl. XV, fig. 2) : la première paire d'ébauches foliaires estivales encadre le point végétatif. L'amidon est présent à peu près dans tout l'apex, sauf dans l'anneau initial.

D. 27 juillet : initiation de la quatrième paire de feuilles estivales. L'amidon se rencontre dans toute la moelle et aussi dans le corpus.

E. 5 septembre : l'initiation foliaire est achevée. L'amidon n'existe maintenant que dans la moelle et, çà et là, dans les ébauches. Il a presque entièrement disparu de la région apicale au cours de l'édification des feuilles estivales.

F. 11 décembre : le bourgeon est entré en repos. La répartition de l'amidon est sensiblement la même qu'en septembre et qu'en janvier.

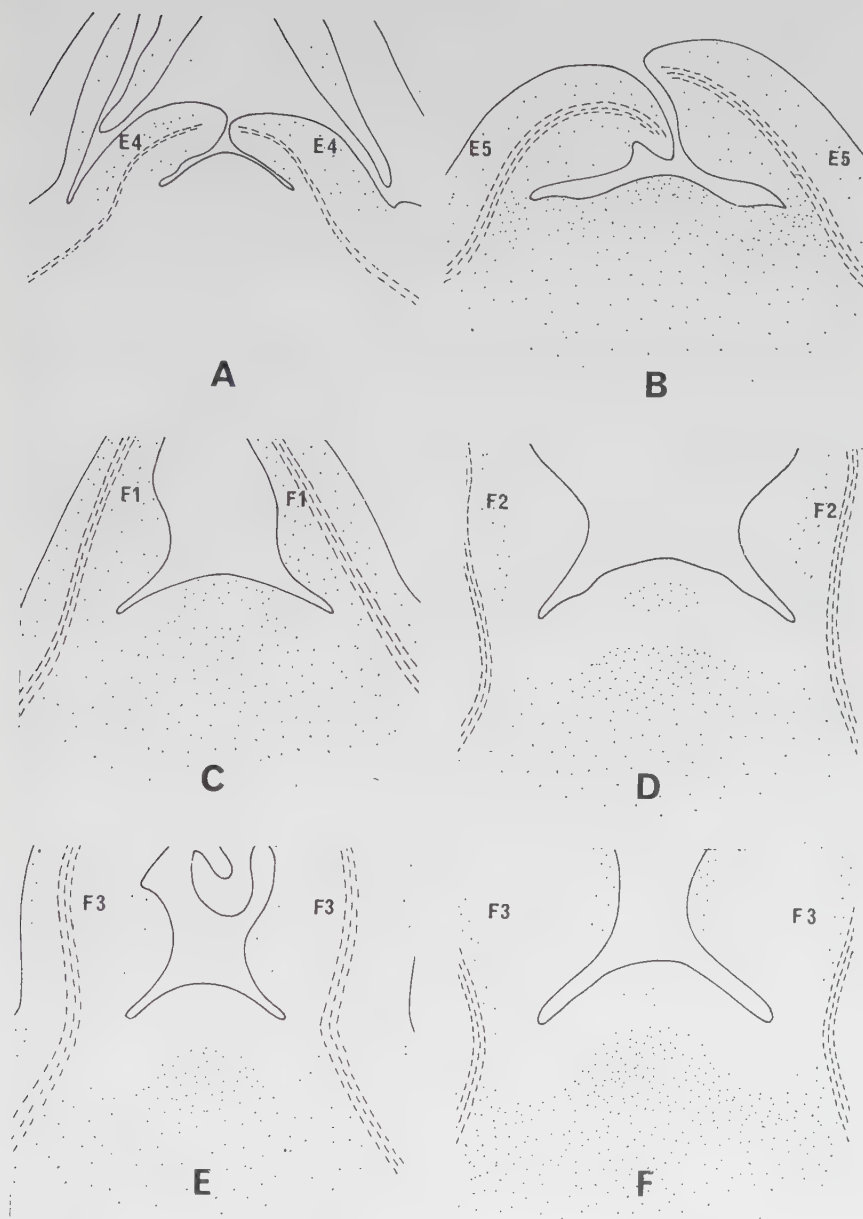


FIG. 57.

dérablement diminué au plastochrone suivant, lors de l'édification de la septième paire (fig. 56, *F* et Pl. XIV, fig. 1).

L'amidon continue à être utilisé, tandis que se succèdent les initiations des feuilles, puis celles des écailles. Dans la zone apicale, les plastes amylofères régressent à leur tour, d'abord ceux de la tunica axiale, puis ceux du corpus. Lorsque se forment, en mai, les quatrième et cinquième paires d'écailles, l'amidon a presque totalement disparu des territoires apicaux (fig. 57, *A* et Pl. XIV, fig. 2). Quelques plastes amylofères sont visibles dans les cellules médullaires en cours de différenciation : mais ils sont plus nombreux dans le parenchyme des nouvelles ébauches.

Au début de juin, après la production de la cinquième paire d'écailles, le rythme des initiations se ralentit légèrement. En même temps, de l'amidon est de nouveau élaboré par les cellules apicales. Il devient présent un peu partout dans l'apex, sauf dans les cordons procambiaux (fig. 57, *B* et Pl. XIV, fig. 2), et s'y maintient jusqu'au début de l'édification des feuilles estivales (fig. 57, *C* et Pl. XV, fig. 1). Tandis que celles-ci se forment, l'amidon disparaît de nouveau du sommet de l'apex, en commençant par l'anneau initial (fig. 57, *D* et *E*). Aucun changement ne s'observe dans les cellules de la moelle.

Lorsque cesse la production d'ébauches par le point végétatif, les cellules du sommet de l'apex n'élaborent pas d'amidon. Dans la moelle, au contraire, les amyloplastes continuent à grossir. En novembre ou en décembre (fig. 57, *F* et Pl. XV, fig. 2), la répartition de l'amidon et sa teneur dans les bourgeons sont sensiblement identiques à celles que nous avons décrites en janvier. Pendant deux à trois mois d'hiver, aucune modification nouvelle n'intervient.

Ces variations saisonnières de l'amidon dans les bourgeons du *Sycamore* ont été remarquées par COCKERHAM (1933) à la suite d'analyses rapides portant sur l'ensemble du bourgeon. Nos résultats coïncident à peu près avec les siens et les précisent; nous constatons l'existence de deux maximums : le premier précède le débourrage et le second se place au début de l'été entre la formation des écailles et celle des feuilles estivales (cf. tableau XII, p. 428). Ces modifications saisonnières sont plus complexes et plus délicates à interpréter que celles que manifeste la teneur en lipides.

Au printemps, l'amidon qui s'accumule dans le bourgeon avant la reprise d'activité peut provenir soit de la migration des réserves amyloacées de la tige, soit de la polymérisation des réserves sucrées contenues en hiver dans la tige ou le bourgeon lui-même; car des sucres existent en effet dans le bourgeon de *Sycamore* (PHILLIPS et WAREING, 1958). Cet amidon est utilisé ensuite sur place surtout pendant l'initiation de nouvelles paires d'ébauches à l'intérieur du bourgeon, avant le débourrage et la reprise de la photosynthèse. En mai, l'édification des écailles et surtout l'élongation de la jeune tige empêchent la reconstitution de la réserve amyloacée de l'apex. L'arrêt de la croissance en longueur et le ralentissement de l'activité apicale permettent aux pro-

duits de la photosynthèse de s'accumuler de nouveau dans les points végétatifs sous forme d'amidon. Cette nouvelle réserve est utilisée en partie pour l'édification des ébauches foliaires estivales, mais ne se reconstitue pas, après leur formation, dans le sommet de l'apex; il semblerait que ces cellules, tout comme elles perdent leur pouvoir de prolifération, perdent la faculté de synthétiser l'amidon; il est possible que les réserves en hydrates de carbone existent alors sous forme soluble. Les cellules apicales ne retrouvent la faculté de synthèse de l'amidon qu'en février. Au contraire, la moelle du bourgeon continue à élaborer une importante quantité d'amidon pendant la fin de l'été et l'automne.

Comme les lipides, l'amidon s'accumule de préférence dans les régions les moins méristématiques de l'apex, même en période d'inactivité totale. En particulier, le procambium demeure toute l'année dépourvu d'amidon. Celui-ci peut se rencontrer à certaines époques (mars et juin) dans l'anneau initial et le méristème médullaire, mais son existence y est tout à fait transitoire.

IV. — CHONDRIOME, PLASTES ET VACUOLES

Au cours d'une année, les bourgeons montrent, outre des variations histochimiques de leur constitution, des modifications cellulaires parfois importantes. Pour être plus claire, il nous a semblé préférable de décrire d'abord la structure des différentes régions apicales à un moment donné, par exemple au printemps lorsque s'édifie la sixième paire de feuilles dont nous avons déjà suivi les étapes de la formation. Nous étudierons ensuite les variations annuelles que peuvent présenter les caractères des cellules apicales.

1° Etude cytologique du point végétatif au cours de la formation de la sixième paire de feuilles.

Les figures 58, A à E représentent diverses régions d'un apex au moment où s'initie la sixième paire de feuilles. Les cellules de la zone apicale (fig. 58, B) possèdent un cytoplasme clair où se distinguent plusieurs vacuoles relativement volumineuses. Le chondriome est constitué de courts bâtonnets et les plastes amylofères sont nombreux et parfois assez gros. Sous le corpus, les cellules du méristème médullaire (fig. 58, C) sont plus grandes et presque isodiamétriques. Les plastes y sont à peu près aussi fréquents que dans la zone apicale, mais deux caractères confèrent à ce territoire un aspect plus méristé-

matique : les noyaux possèdent un nucléole volumineux et le chondriome est presque punctiforme. Au-dessous, dans la moelle du bourgeon (fig. 58, *D* et *E*), la taille des cellules augmente progressivement. Leurs parois peuvent encore être très épaisses, mais on y observe de nombreux recloisonnements. Les vacuoles deviennent de plus en plus grosses et se réduisent à une seule à la base de la moelle, au voisinage du diaphragme collenchymateux. Le chondriome reste assez court, mais les plastes amylières plus ou moins volumineux indiquent que la réserve d'amidon est encore loin d'être épuisée. Les observations vitales (fig. 61, *C*) montrent que dans la moelle, comme d'ailleurs dans le parenchyme des ébauches foliaires, ces plastes sont en réalité des chloroplastes amylières. Au contraire, ceux de la zone apicale et du méristème médullaire ne renferment pas de chlorophylle. Dans la moelle, des cellules à tanins sont bien visibles, parfois juste sous le méristème médullaire. Elles sont souvent groupées en de courtes files verticales. La fixation par le bichromate confère une grande réfringence aux vacuoles tanifères et les fait ressortir particulièrement sur les photographies (Pl. XIII).

Sur les flancs de l'apex, les cellules de l'anneau initial (fig. 58, *A*) sont remarquables par leur cytoplasme dense et très sidérophile renfermant de très petites vacuoles. Le chondriome est très court; des plastes amylières petits et peu nombreux se rencontrent surtout dans les assises profondes de la tunica et sont absents de l'assise superficielle. Le noyau pourvu d'un nucléole volumineux occupe une large place dans ces cellules. Sur la figure 58, *A*, des cloisonnements périclinales sont visibles dans les deuxième et troisième assises de l'anneau initial; c'est le début de l'initiation de la sixième paire de feuilles. D'autres divisions périclinales, donnant naissance au procambium de ces feuilles, se produisent dans les assises sous-jacentes. Ces dernières constituent les soubassements foliaires des cinquième et sixième paires et sont un peu moins méristématiques que l'anneau initial : les nucléoles restent gros, le cytoplasme très sidérophile, mais les vacuoles

FIG. 58. — Caractères cytologiques des différents territoires apicaux, au moment de l'initiation de la sixième paire de feuilles, le 6 avril (Regaud; hématoxyline).

A. Anneau initial : cellules très méristématiques, mais celles des assises profondes renferment de petits plastes amylières. Des cloisonnements périclinales (*c.p.*), initiant la sixième paire de feuilles, sont visibles dans les deuxième et troisième assises tunicales. Dans les assises sous-jacentes, d'autres cloisonnements périclinales initient le procambium.

B. Zone apicale plus vacuolisée et plus riche en amidon que l'anneau initial.

C. Méristème médullaire.

D. Région supérieure de la moelle } du bourgeon d'hiver : cellules plus ou

E. Région inférieure de la moelle } moins vacuolisées contenant des plastes amylières et chlorophylliens. Ces cellules montrent des recloisonnements récents qui permettent l'allongement de la jeune tige à l'intérieur du bourgeon.

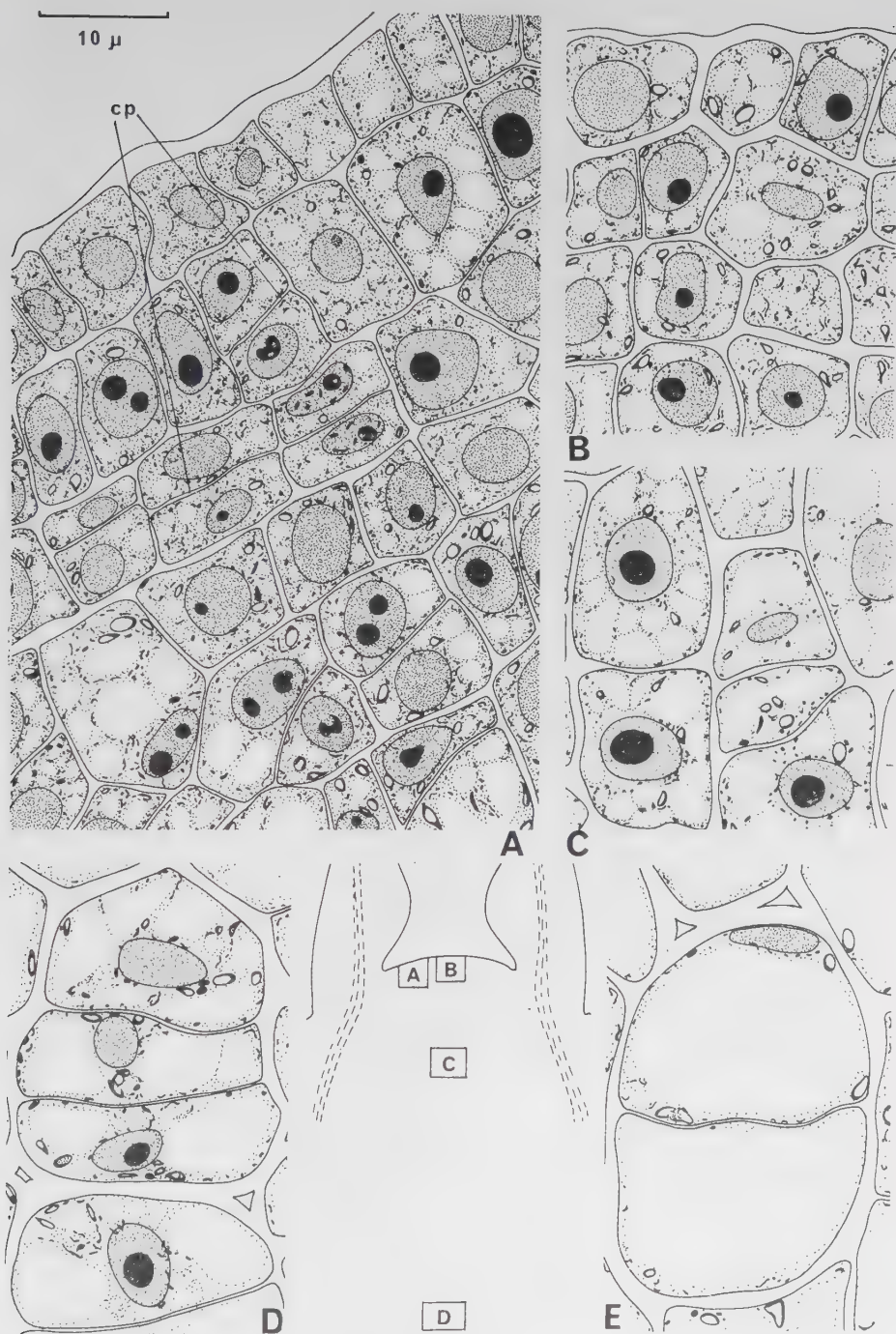


FIG. 58.

sont plus grandes, les chondriocotes un peu plus allongés et les plastes amylières y sont assez nombreux à cette époque de l'année. Les cellules situées dans les zones axillaires de la quatrième paire de feuilles leur ressemblent, mais sont encore un peu plus vacuolisées. La formation ultérieure des bourgeons axillaires à cet emplacement implique une dédifférenciation cellulaire.

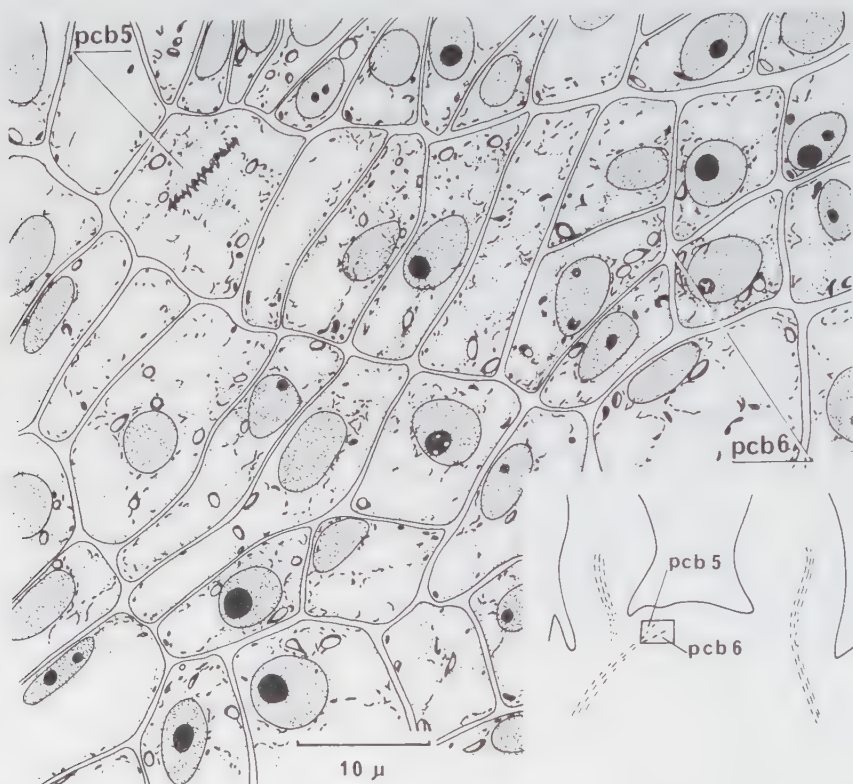


FIG. 59. — Coupe latérale effectuée dans le même bourgeon que celui de la figure 58, de manière à montrer le raccord entre le procambium médian d'une feuille de la sixième paire (*pcb. 6*) avec un cordon latéral d'une feuille de la cinquième paire (*pcb. 5*), dans les cellules déjà un peu différenciées du soubassement foliaire.

La figure 59 montre le raccordement du futur procambium médian de la sixième paire avec un cordon procambial de la quatrième paire, sur les flancs de la zone axillaire de cette dernière, à une quarantaine de microns de la coupe axiale. Les futures cellules procambiales sont reconnaissables à leur forme étroite et allongée, mais leurs caractères sont semblables à ceux de leurs voisins du soubassement foliaire.

Tandis que l'initium grandit et se transforme en ébauche, des cellules méristématiques s'adjoignent à la partie supérieure du jeune

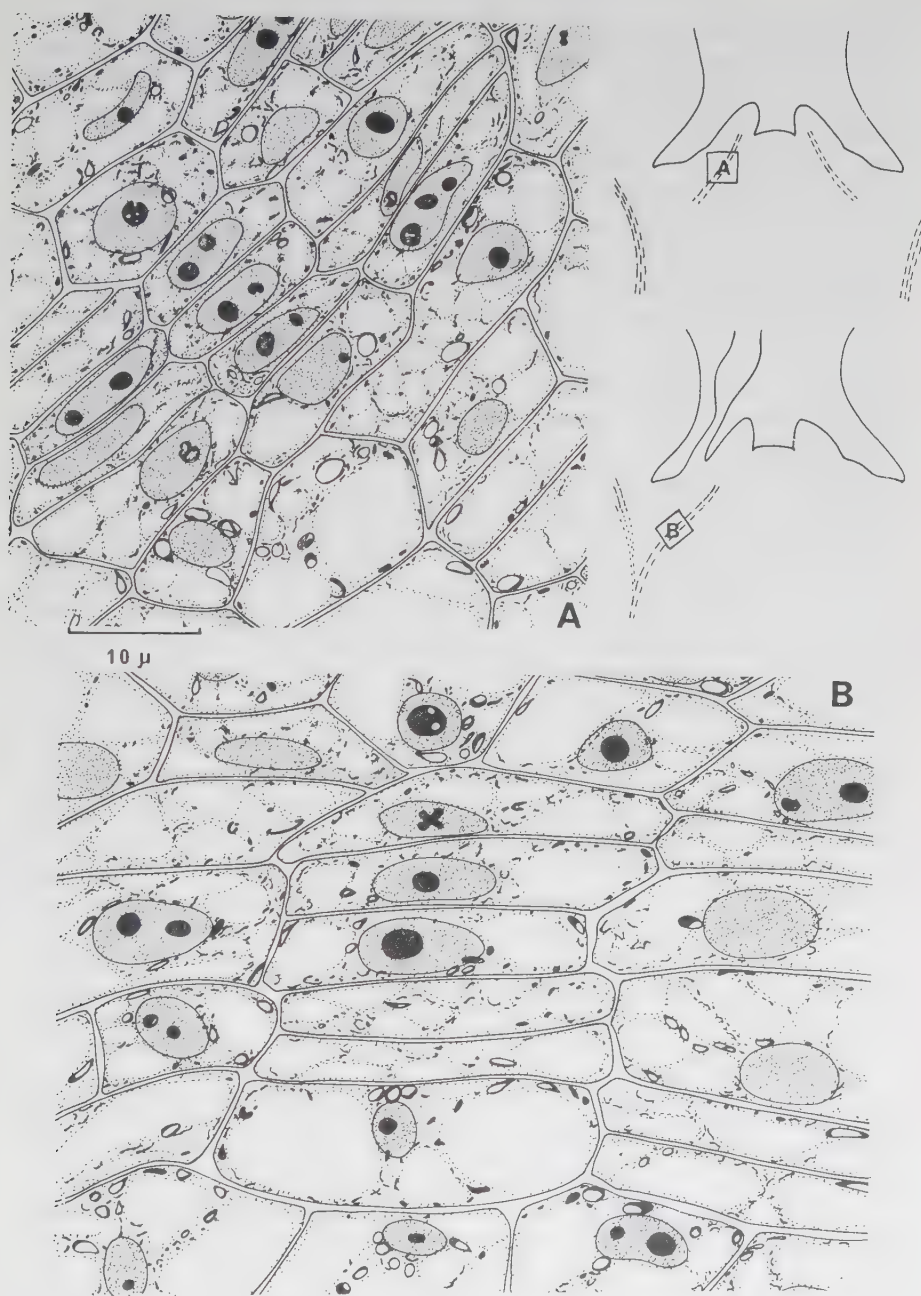


FIG. 60. — Caractères cytologiques du cordon procambial médian d'un primordium de la sixième paire de feuilles (6 avril). Dans l'axe du primordium (A), les cellules procambiales sont un peu allongées, leurs vacuoles assez petites, leurs plastes réduits. Au niveau du raccord latéral avec un des faisceaux médians de la quatrième paire (B), les cellules procambiales qui se sont différenciées dans les soubassements foliaires sont plus grandes, plus allongées et plus vacuolisées.

procambium; elles ne se distinguent du reste du primordium que par leur étroitesse. En même temps, dans les soubassements foliaires des cinquième et sixième paires, les cellules procambiales s'allongent (fig. 60, *A*), leurs noyaux deviennent ovoïdes et contiennent souvent deux à trois nucléoles alignés au lieu d'un seul, ce qui est un caractère des cellules longues. Le cytoplasme demeure très sidérophile et les vacuoles n'augmentent pas de volume. Le chondriome ne comporte que des grains ou des bâtonnets; les plastes amylofères deviennent de plus en plus difficilement reconnaissables. La disparition progressive de l'amidon caractérise également les travées cellulaires reliant ce procambium à celui des feuilles sous-jacentes (fig. 60, *B*). Les autres cellules des soubassements foliaires de la quatrième paire, au contraire, se transforment en cellules de parenchyme cortical: elles se vacuolisent progressivement et leurs plastes, tout en conservant de l'amidon, deviennent chlorophylliens.

Tandis que l'édification de l'ébauche se poursuit, de nouvelles cellules procambiales se différencient par des cloisonnements longitudinaux et s'allongent tout en conservant leurs caractères méristématiques, tandis que les cellules situées de part et d'autre se transforment en parenchyme foliaire dorsal et ventral. A la fin du sixième plastochrone, en dehors du procambium, les seules portions méristématiques des ébauches sont leurs cornes foliaires et leur région apicale qui assurent leur croissance en largeur et en longueur.

Au cours du plastochrone suivant, le procambium s'étend dans le futur limbe des ébauches foliaires. Dans la tige, le cinquième entrenœud s'accroît et les cordons procambiaux de la sixième paire s'allongent, grâce à de nombreux cloisonnements transversaux, plutôt que par augmentation de taille des cellules. En effet, leur longueur ne passe que de 17 à 28 μ en moyenne. En même temps, le diamètre des cordons croît par suite des divisions longitudinales soit des cellules procambiales elles-mêmes, soit des cellules périphériques de la moelle ou de l'écorce. Ces dernières se dédifférencient en s'incorporant aux cordons.

Pendant tout le septième plastochrone, le nombre des cellules procambiales augmente considérablement, mais leurs caractères restent à peu près constants: cytoplasme très sidérophile, petites vacuoles, chondriome court, noyau en général à plusieurs nucléoles. A la fin de ce plastochrone, les premiers éléments conducteurs se différencient brusquement. De jeunes faisceaux, dont nous étudierons plus loin l'évolution, se trouvent ainsi constitués.

Nous n'avons parlé, dans notre exposé sur la formation du procambium, que des cordons médians. Les cordons latéraux sont plus difficiles à observer en raison de l'obliquité de leur trajet, mais ils s'édifient de manière tout à fait analogue.

Des coupes effectuées à main levée dans les points végétatifs nous ont permis de faire des observations vitales, sans coloration, des

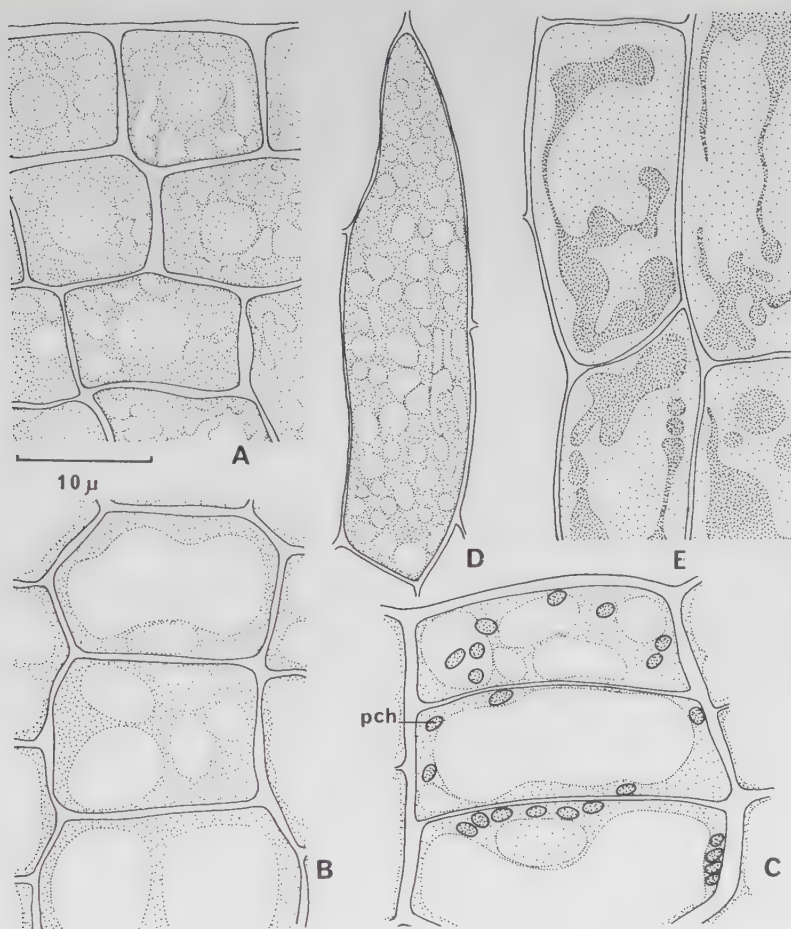


FIG. 61. — Formes des vacuoles dans les différentes régions d'un méristème : observations vitales après coupe à main levée, sans coloration (A, B, C, D) ou après coloration par le rouge neutre (E).

- A. Région apicale : vacuoles petites et irrégulières.
- B. Méristème médullaire : une ou plusieurs grandes vacuoles.
- C. Cellules de la moelle renfermant des chloroplastes (*p. ch.*).
- D. Cellules procambiales très jeunes contenant des vacuoles nombreuses et irrégulières.
- E. Cellules procambiales plus âgées montrant un réseau de vacuoles anastomosées, immédiatement après l'adjonction de rouge neutre au milieu de montage.

vacuoles; elles confirment et précisent les résultats obtenus sur du matériel fixé. La figure 61 montre dans l'anneau initial de petites vacuoles arrondies ou irrégulières, parfois engrenées en jeu de patience. Dans le méristème médullaire, et la moelle jeune, elles sont plus grandes et plus régulières. Le procambium des ébauches les plus récentes possède des vacuoles globuleuses ou allongées, très nom-

breuses. Dans les cordons plus âgés ou les jeunes faisceaux, les vacuoles forment un réseau qui peut parfois être mis en évidence par le rouge neutre (fig. 60, *E*) et qui rappelle celui que l'on observe au début du printemps dans les initiales cambiales. L'apparition de ce réseau correspond peut-être à l'établissement de la cyclose. Mais nous n'avons pu voir celle-ci en raison de l'épaisseur de nos préparations.

2° *Modifications saisonnières dans les bourgeons.*

Les variations de l'activité prolifératrice, l'accumulation et l'utilisation de substances de réserve retentissent plus ou moins sur les caractères cellulaires des divers territoires de l'apex.

A. — LE SOMMET APICAL

La région proprement apicale, c'est-à-dire la zone apicale, l'anneau initial et le méristème médullaire conservent presque les mêmes caractères tout le long de l'année. Les seules modifications décelables à ce niveau sont liées à l'élaboration ou à l'utilisation de l'amidon. Au début d'avril, nous avons décrit de petits plastes amyliques un peu partout dans l'apex, sauf dans l'assise superficielle. Ils régressent rapidement dans l'anneau initial, plus progressivement ailleurs et deviennent des proplastides plus ou moins reconnaissables. Ils élaborent de nouveau de l'amidon en juin, à la fin de la production des écailles, puis se différencient de nouveau. Pendant l'été et l'automne, les proplastides demeurent bien visibles dans la zone apicale axiale mais sont difficilement identifiables dans l'anneau initial et le méristème médullaire. Ils recommencent à se charger d'amidon en janvier ou en février, tout d'abord dans le corpus, puis dans la tunica axiale, enfin dans l'anneau initial.

B. — LA MOELLE DES BOURGEONS

Les cellules issues de l'activité du méristème médullaire constituent la moelle jeune et présentent des caractères très variables suivant les saisons. Au début du printemps, elles proviennent à la fois de la prolifération du méristème médullaire et du recloisonnement des cellules de la moelle du bourgeon d'hiver. Elles renferment de gros plastes amyliques et chlorophylliens. A mesure que la teneur en amidon décroît, la taille des plastes diminue (fig. 62, *A*). Certains perdent complètement leur amidon et apparaissent gris et arrondis, comme les chloroplastes typiques, après une coloration à l'hématoxyline. A la

fin de mai, les cellules de la moelle jeune ne montrent plus que des chloroplastes (fig. 62, B). En juin, l'amidon réapparaît progressivement dans les plastides de la région supérieure de la moelle, tandis que les cellules situées au niveau des premières paires d'écaillés dégèrent rapidement (fig. 63). Les cellules médullaires correspondant aux cinquième et sixième paires d'écaillés se différencient en un diaphragme collenchymateux (Pl. XV, fig. 2 et fig. 64), leurs membranes s'épaississent de façon considérable, mais pendant tout l'hiver, ces cellules restent vivantes et conservent quelques plastides amylofères et chlorophylliens. Au-dessus de ce diaphragme, se trouvent les cellules

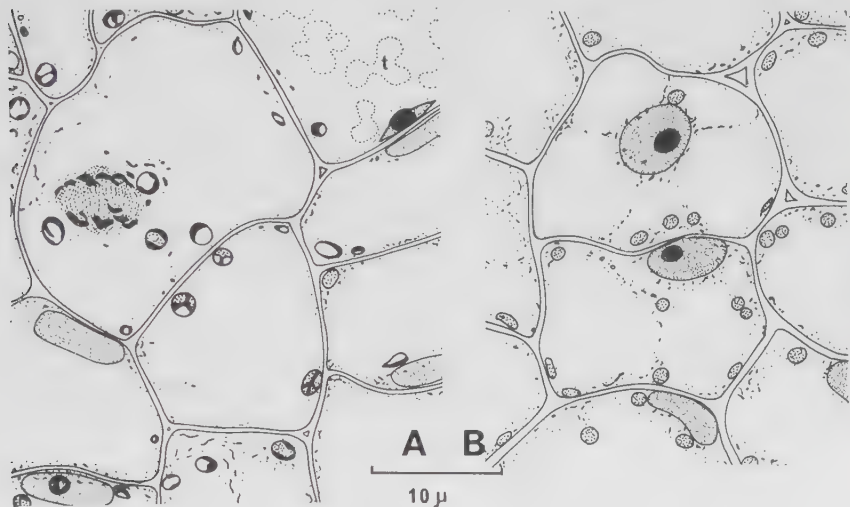


FIG. 62. — Evolution des cellules médullaires au printemps. Au début de mai (A), les plastides chlorophylliens contiennent encore de l'amidon. Ils en sont totalement dépourvus à la fin de mai (B). Regaud, hématoxyline, Mac Manus. *t.* : vacuoles tanifères.

médullaires de la future tige de l'année suivante : celles de la région supérieure sont petites et leurs parois sont assez fines; la taille des cellules et l'épaisseur de leurs membranes augmentent depuis le haut jusqu'à la base du bourgeon (fig. 64); toutes sont riches en chloroplastes amylofères. Cette zonation de la moelle des bourgeons est terminée avant la fin de juillet. Elle ne subit aucune modification avant le printemps suivant; seules les parois cellulaires continuent à s'épaissir quelque peu.

Dans la moelle, comme dans la partie apicale des bourgeons, les transformations saisonnières des constituants cellulaires affectent essentiellement les plastides. Les vacuoles conservent apparemment les mêmes caractères et le chondriome demeure formé de chondriosomes isolés.

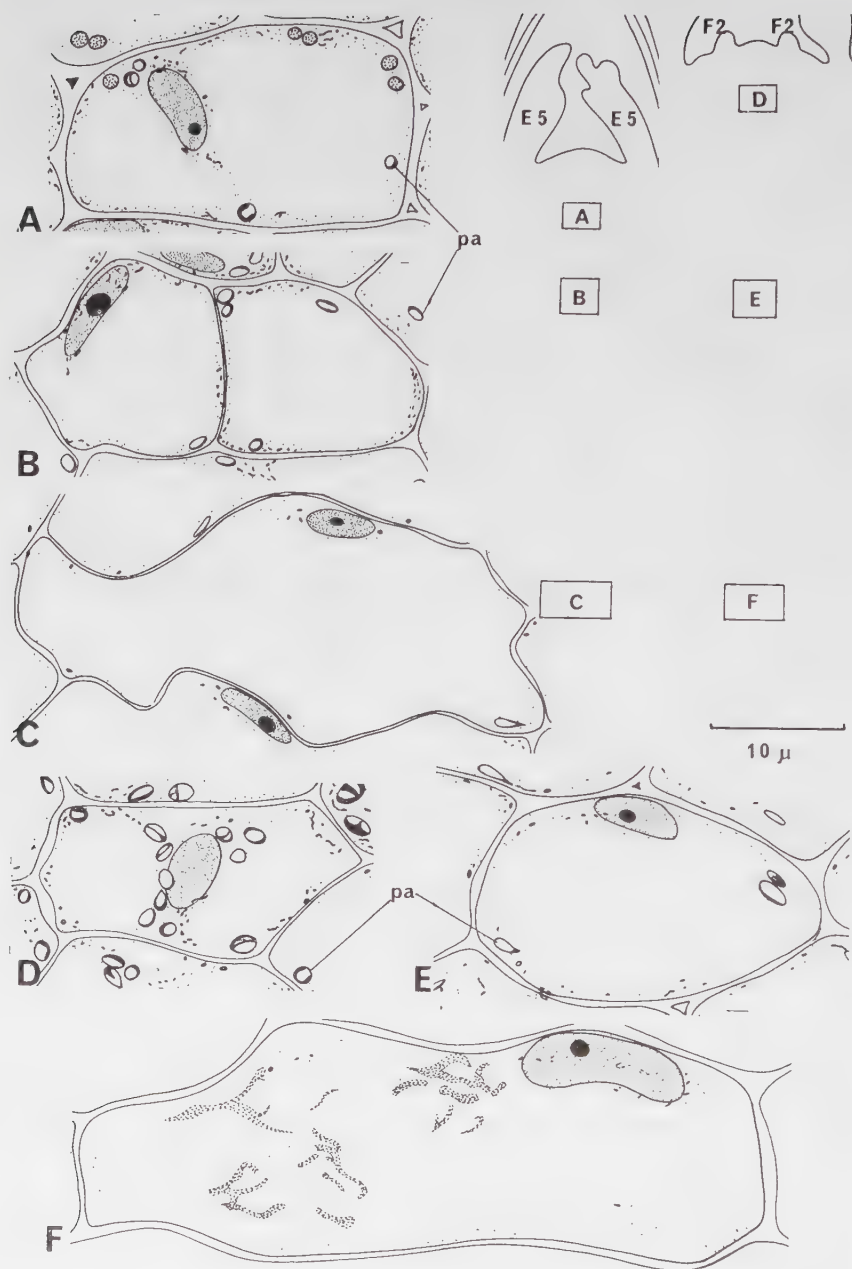


FIG. 63. — Evolution des cellules médullaires : formation du bourgeon d'hiver (Regaud; Mac Manus, hématoxyline).

A, B, C. Différentes régions de la moelle d'un bourgeon fixé le 5 juin, juste avant l'édification de la première paire de feuilles estivales. Les plastes de la région supérieure de la moelle (A et B) se chargent d'amidon (p. a.); les cellules situées au-dessous de la première paire d'écaillés (C) commencent à dégénérer.

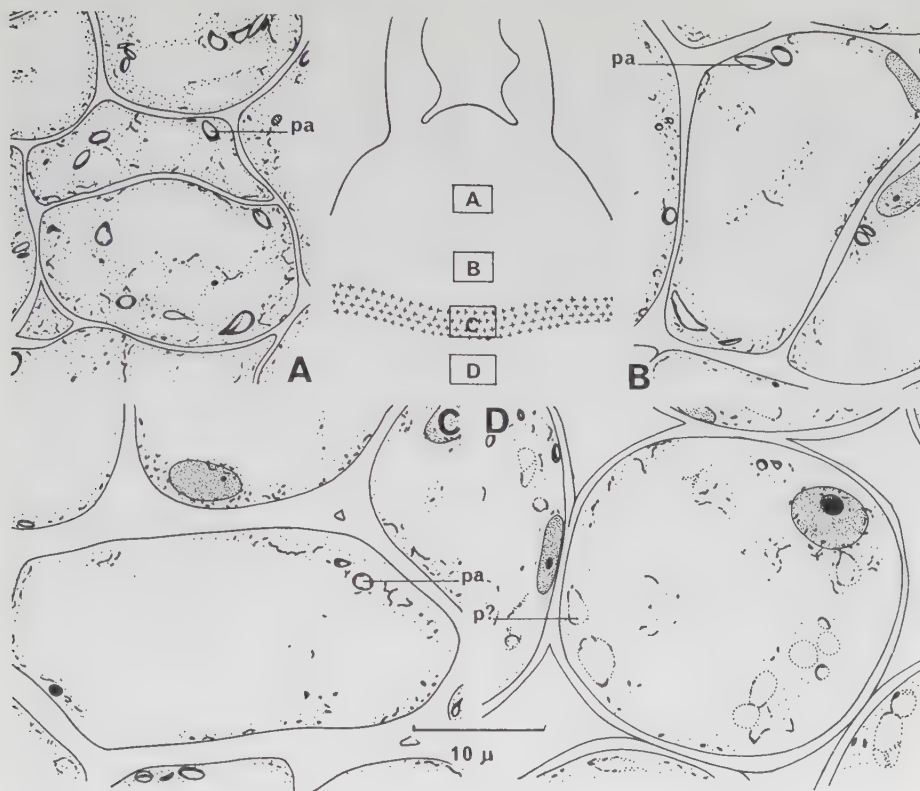


FIG. 64. — Caractères de la moelle d'un bourgeon ayant formé trois paires de feuilles (27 juillet). La coupe passe par le plan de symétrie de la deuxième paire (Regaud, Mac Manus, hématoxyline).

A. Région supérieure de la moelle : petites vacuoles et nombreux plastes amylofères et chlorophylliens (*p. a.*).

B. Région de la moelle située au niveau de l'insertion de la première paire de feuilles : cellules plus grandes, plus vacuolisées; plastes amylofères un peu plus gros et moins nombreux.

C. Cellules du diaphragme collenchymateux situé au niveau des écailles les plus récentes (niveau D de la figure 63) : ces cellules demeurent vivantes; elles sont très vacuolisées et renferment quelques plastes amylofères (*p. a.*).

D. Cellules en voie de dégénérescence, situées au-dessous du « diaphragme collenchymateux » : des auréoles mal définies (*p. ?*), colorées en rouge par la technique de Mac Manus, semblent marquer l'emplacement des grains d'amidon disparus.

LÉGENDE DE LA FIGURE 63 (suite).

D, E, F. Différentes régions de la moelle d'un bourgeon un peu plus avancé (12 juin), formant la deuxième paire de feuilles estivales. Les figures **E** et **F** sont prises exactement aux mêmes niveaux que les figures **B** et **C**. Les cellules situées au-dessous de la première paire d'écailles (**F**) achèvent de dégénérer. Bien que le noyau subsiste, les plastes ne sont plus reconnaissables et les mitochondries sont très peu nombreuses. Des bandes de substances colorées en rouge par la réaction de Mac Manus (non interprétées) peuvent se voir dans ces cellules.

C. — LE PROCAMBIUM

L'évolution des cordons procambiaux des différentes paires de feuilles printanières ou d'écaillés présente les mêmes caractères. Les premières étapes de la formation du procambium dans les feuilles estivales sont identiques à celles que nous avons décrites pour la sixième paire de feuilles, mais, bien qu'il ne s'y différencie pas d'éléments conducteurs, son développement ne s'arrête pas brusquement à la fin du deuxième plastochrone de son existence. Les cordons subissent une lente maturation au cours de l'automne.

En été et jusqu'en octobre, les cordons procambiaux nouvellement formés sont semblables à ceux des feuilles de printemps; les cellules possèdent des vacuoles de formes et de dimensions très variables; les chondriosomes sont courts et il n'est pas possible de les distinguer des proplastates (fig. 65, A). A mesure que s'édifient les feuilles successives, les cellules procambiales de la première et de la deuxième paire s'allongent, mais leurs caractères ne se modifient pas.

Au cours de l'automne, les cordons des première et deuxième paires de feuilles se différencient légèrement; certaines cellules conservent un chondriome court, d'autres présentent des chondriocontes associés en filaments plus ou moins longs et des plastates assez gros, mais dépourvus d'amidon (fig. 65, B). En même temps, quelques cellules des cordons, situées au-dessus des fenêtres foliaires, s'accroissent démesurément et dégénèrent. Les cellules corticales et médullaires bordant les faisceaux montrent de gros plastates amylofères et leurs parois deviennent très épaisses. Dans le procambium, les membranes demeurent assez fines.

A la fin de l'automne, les vacuoles deviennent globuleuses dans toutes les cellules des cordons et le cytoplasme paraît plus sidérophile. Ceci évoque un peu l'évolution automnale des initiales cambiales. Cette évolution caractérise également les cellules procambiales des troisième et quatrième paires d'ébauches foliaires : elles ne se différencient pas de manière nette, mais les vacuoles deviennent globuleuses et les proplastates distincts du chondriome (fig. 65, C).

FIG. 65. — Coupes longitudinales radiales dans le procambium des feuilles estivales.

A. 11 octobre : cellules du procambium médian de la troisième paire de feuilles. Elles présentent à peu près les mêmes caractères que les cellules procambiales au printemps (cf. fig. 60).

B. 2 novembre : procambium médian de la première paire de feuilles. Les plastates et les chondriosomes un peu allongés marquent une légère différenciation de ces cellules, bien qu'aucune d'entre elles n'évolue en élément conducteur. Noter les grandes cellules vides dans la partie externe du cordon (à droite).

C. 5 janvier : procambium médian de la troisième paire de feuilles. Le cytoplasme paraît un peu plus sidérophile et les vacuoles un peu plus globuleuses qu'en automne, mais il n'y a pas d'évolution saisonnière très marquée du procambium.

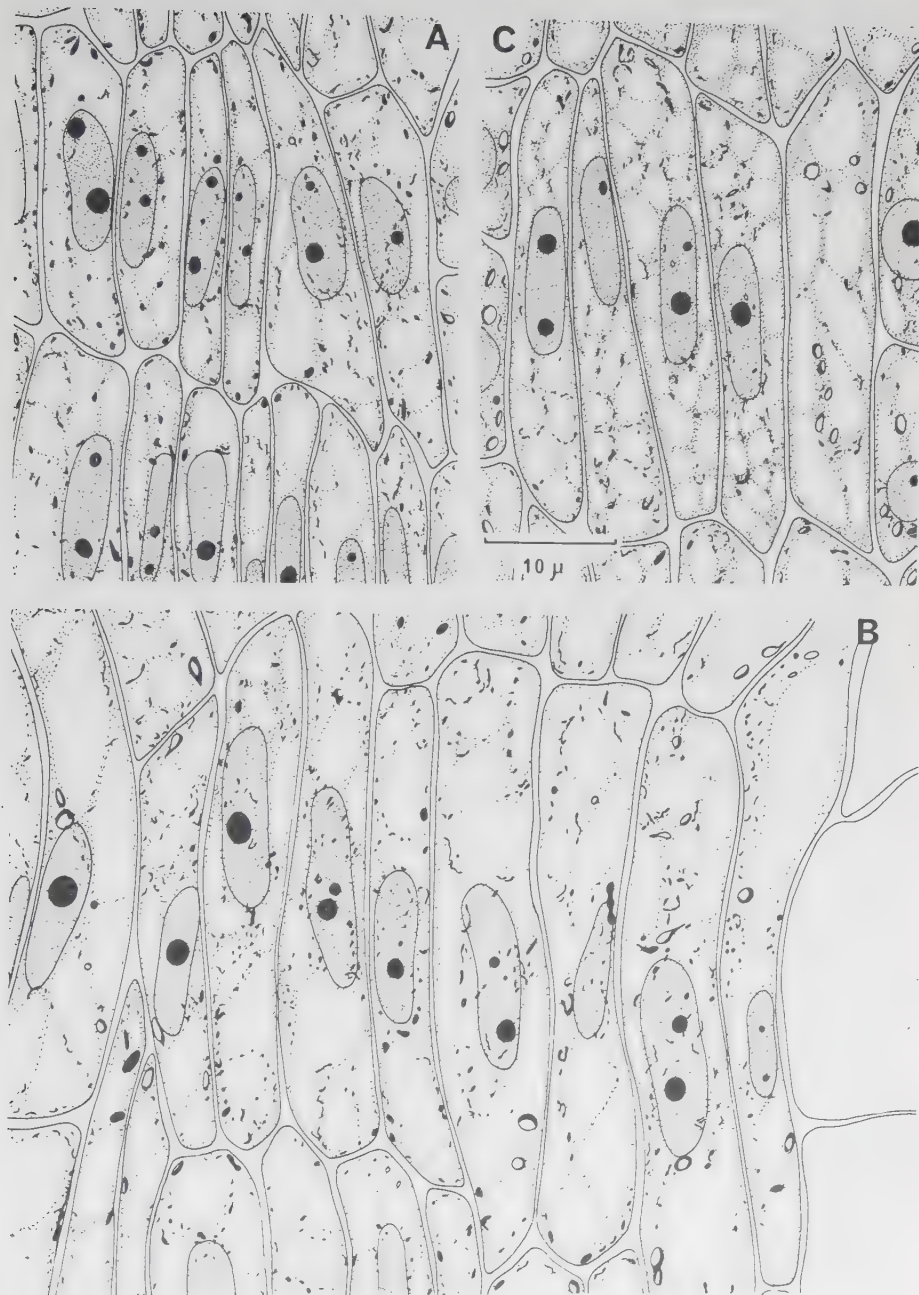


FIG. 65.

Au moment de la reprise d'activité, à la fin de février ou au début de mars, les cordons procambiaux des trois premières paires d'ébauches se transforment très rapidement en faisceaux et leur évolution ultérieure est tout à fait semblable à celle des faisceaux des feuilles de printemps.

V. — CONCLUSIONS :

LA DIFFÉRENCIATION DU PROCAMBIUM DANS L'APEX

Chez l'*Acer pseudoplatanus*, le procambium se forme par des cloisonnements périclinales profonds dans les soubassements foliaires et dans l'anneau initial, *en même temps* que s'initie l'ébauche foliaire à laquelle il appartient. Dans sa partie foliaire, il prend naissance à partir des cellules méristématiques de l'anneau initial ou des primordiums, et son évolution est caractérisée par un allongement des cellules et de leurs noyaux, ainsi que par une augmentation de la taille des vacuoles. Dans sa partie caulinare, le procambium se constitue par dédifférenciation des cellules en cours de maturation des soubassements foliaires : là aussi, les cellules et leurs noyaux s'allongent, mais les plastes amylofères, lorsqu'ils existent, régressent et les courtes chaînes de chondriosomes se fragmentent.

Ainsi, trois cordons indépendants sont mis en place dans chaque ébauche foliaire, sans que l'on puisse mettre en évidence la présence, sous l'anneau initial, d'un anneau complet de prodesmogène ou de procambium. Les cellules des cordons sont assez allongées, elles contiennent des vacuoles nombreuses, plus grandes et de formes moins régulières que dans l'anneau initial, du moins en période d'activité; le noyau est ovoïde et renferme souvent plusieurs nucléoles volumineux. Les caractères méristématiques de ces cordons sont soulignés par leur forte teneur en ARN tout le long de l'année, par leur chondriome court ainsi que par l'absence générale de substances de réserves, lipidiques ou amylacées.

Ce procambium a, le plus souvent, une existence transitoire, car les premiers éléments conducteurs y apparaissent à la fin du premier plastochrome suivant celui de l'initiation. Les feuilles estivales font exception; leurs cordons ne se différencient en faisceaux qu'au printemps suivant. L'évolution des faisceaux se fait donc, pour toutes les feuilles, uniquement au printemps; la formation des éléments conducteurs semble donc liée au développement et à l'épanouissement du limbe.

CHAPITRE III

ÉVOLUTION DES FAISCEAUX ET FORMATION DU CAMBIUM DANS LA TIGE JEUNE

Quelle que soit l'époque à laquelle s'édifient les cordons procambiaux, printemps ou été, qu'ils aient ou non passé l'hiver dans les bourgeons, leur transformation en faisceaux et l'évolution ultérieure de ceux-ci se font toujours de la même manière. La maturation des faisceaux d'origine foliaire prend place entre le début de mars et la fin de mai; elle est marquée à la fois par un accroissement considérable du diamètre et par une élongation d'abord lente au sein du bourgeon, puis très rapide après le débourrage. L'évolution des faisceaux des écailles, qui a lieu en mai et juin, en diffère par la très faible croissance en longueur des entrenœuds.

Le tableau VIII montre la manière dont se fait l'allongement des entrenœuds de la jeune tige entre l'initiation de la sixième paire de feuilles et celle de la dixième paire. Un autre tableau (tableau IX) donne les longueurs moyennes, maximales et minimales des entrenœuds adultes dans les tiges de 16 feuilles.

Les quatre premiers entrenœuds atteignent leur longueur adulte assez rapidement après le débourrage, en une dizaine de jours pour le premier qui reste court, en 15 à 20 jours pour les trois autres. Les entrenœuds formés au printemps n'achèvent leur croissance en longueur que vers la fin de mai.

I. — FORMATION DES FAISCEAUX

La tige portant le numéro 7 sur le tableau VIII montre la transformation en faisceaux des cordons proconducteurs de la sixième paire de feuilles à la fin du septième plastochrone. Une portion de l'un des cordons médians est représentée sur la figure 66, A.

De part et d'autre du cordon, la moelle et l'écorce se reconnaissent à leurs cellules très vacuolisées; celles-ci possèdent des plastes choro-phylliens et amylières et un chondriome un peu plus allongé qu'au

TABLEAU VIII. — CROISSANCE EN LONGUEUR DES ENTREŒUDS A L'ÉPOQUE

N° DE L'ÉCHAN-TILLON	DATE	ETAT DU BOURGEON	STADE
o 1	29 mars 1960	Fermé.	Initiation 6° paire.
o 2	6 avril 1959	Fermé.	Initiation 6° paire.
o, 3	6 avril 1959	Fermé.	Initiums 6° paire.
o 4	3 avril 1960	Fermé.	Primordiums 6° paire.
o 5	6 avril 1959	Fermé.	Primordiums 6° paire.
o 6	6 avril 1959	Fermé.	Ebauches 6° paire.
o 7	13 avril 1959	Fermé mais très allongé.	Ebauches 7° paire.
× 8	29 mars 1960	Presque ouvert.	Primordiums 7° paire.
× 9	29 mars 1960	Presque ouvert.	Primordiums 7° paire.
+ 10	6 avril 1959	Entr'ouvert, mais feuilles non épanouies.	Jeunes ébauches 7° paire.
× 11	3 avril 1960	Ouvert, feuilles non épanouies.	Primordiums 7° paire.
DÉBOURRAGE			
× 12	13 avril 1959	3 paires de feuilles épanouies.	Initiums 8° paire.
o 13	19 avril 1959	3 paires de feuilles épanouies.	Ebauches 8° paire.
× 14	14 avril 1959	3 paires de feuilles épanouies.	Ebauches 8° paire.
o 15	16 avril 1960	3 paires de feuilles épanouies.	Ebauches 8° paire.
+ 16	20 avril 1959	4 paires de feuilles épanouies.	Jeunes ébauches 8° paire.
× 17	19 avril 1960	5 paires de feuilles épanouies.	Initiums 10° paire.

LÉGENDE : rameaux prélevés sur trois arbres différents :
o arbre tardif;
+ arbre intermédiaire;
× arbre précoce.

TABLEAU IX. — LONGUEUR DES ENTREŒUDS ADULTES
DES TIGES DE 16 FEUILLES
(mesures effectuées sur une trentaine de rameaux)

DÉSIGNATION DES ENTREŒUDS	LONGUEUR MOYENNE CALCULÉE (cm)	LONGUEUR MAXIMALE OBSERVÉE (cm)	LONGUEUR MINIMALE OBSERVÉE (cm)
8	0,5	2	0
7	2,1	6	0
6	3,6	8	0,25
5	6	11	1,5
4	10	15	5
3	14,3	22	7
2	8	15	3
1	2,3	5	0,5

plastochrone précédent (fig. 60). Les cellules bordant le cordon se distinguent de celles du parenchyme voisin par leur forme plus étroite et plus allongée, ainsi que par la présence de proplastes au lieu de plastas différenciés. Le centre du cordon est plus méristématique. Entre ces deux zones, certaines cellules se différencient en éléments conducteurs; une rangée de cellules claires contenant quelques

OU DÉBOURRAGE (approximativement première quinzaine d'avril)

LONGUEUR DES ENTREŒUDS							
1	2	3	4	5	6	7	8
1 050 μ	1 050 μ	450 μ	140 μ	60 μ	—	—	—
1 400 μ	1 100 μ	500 μ	170 μ	60 μ	—	—	—
1 500 μ	1 700 μ	700 μ	120 μ	60 μ	—	—	—
2 500 μ	2 500 μ	1 000 μ	340 μ	60 μ	60 μ	—	—
2 500 μ	2 500 μ	1 100 μ	450 μ	90 μ	60 μ	—	—
2 500 μ	2 500 μ	1 100 μ	350 μ	70 μ	60 μ	—	—
	2,5 cm (25 000 μ)		1 000 μ	250 μ	80 μ	60 μ	—
	2,5 cm (25 000 μ)		1 800 μ	320 μ	60 μ	60 μ	—
	2,5 cm (25 000 μ)		2 000 μ	320 μ	60 μ	60 μ	—
	2,5 cm (25 000 μ)		2 000 μ	350 μ	60 μ	60 μ	—
1 cm	1,5 cm	1 cm	2 000 μ	340 μ	60 μ	60 μ	—
DÉBOURRAGE							
3 cm	5 cm	2 cm	1 cm	630 μ	280 μ	60 μ	—
1,5 cm	4,5 cm	3 cm	0,25 cm	350 μ	140 μ	60 μ	60 μ
2 cm	5 cm	3 cm	1 cm	720 μ	300 μ	60 μ	60 μ
2 cm	5 cm	3 cm	1 cm	900 μ	600 μ	70 μ	70 μ
2 cm	10 cm	8 cm	2 cm	0,5 cm	700 μ	400 μ	70 μ
2 cm	7 cm	15 cm	10 cm	2,5 cm	0,25 cm	700 μ	250 μ

proplastes et un chondriome presque punctiforme représente des tubes criblés (*t. c.*) en cours de formation. Accolées contre eux, les cellules compagnes (*c. c.*) sont identifiables grâce à leur cytoplasme très sidérophile et à leurs petites vacuoles arrondies. Au milieu de ce cordon, se trouve un canal à mucilage manifestement formé par la fusion de plusieurs cellules. D'autres cellules procambiales, au lieu de se charger de mucilages, élaborent des tanins dans leurs vacuoles, mais elles restent plus isolées.

Dans le plan de la coupe, nous ne voyons pas de vaisseaux mais, sur une autre coupe, à quelques dizaines de microns de distance, un élément annelé est présent. Entre celui-ci et la région centrale du cordon, se trouvent plusieurs cellules assez grandes, très vacuolisées; elles donneront naissance soit à des vaisseaux, soit à du parenchyme vasculaire.

Les cordons, ou les jeunes faisceaux, sont séparés les uns des autres, dans les entrenœuds 5 et 6, par des bandes de cellules assez différenciées (fig. 66, B).

La tige numéro 10 du tableau VIII présentait un apex à peu près au même état de développement. Le bourgeon a été coupé selon un plan longitudinal perpendiculaire à celui de la tige 7, ce qui permet d'observer les faisceaux médians de la cinquième paire dans le cinquième

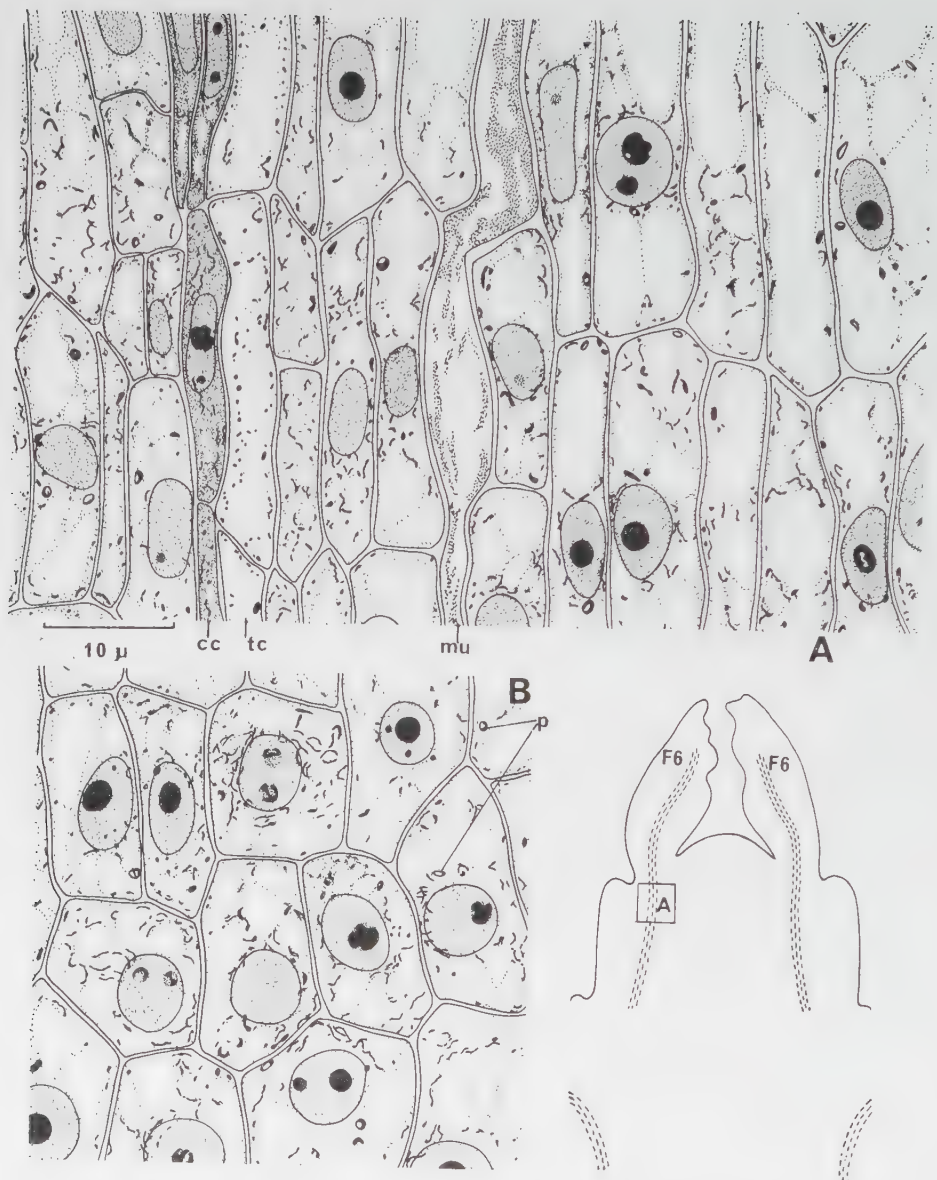


FIG. 66. — Coupes longitudinales dans le sixième entrenœud d'une tige jeune, encore incluse dans le bourgeon et dont le point végétatif se prépare à initier la huitième paire de feuilles. Regaud, hématoxyline. (13 avril.)

A. Coupe radiale de la trace médiane d'une des feuilles de la sixième paire, au moment où se différencient les premiers tubes criblés (*t. c.*) et leurs cellules compagnes (*c. c.*). A gauche, en bordure de l'écorce, se trouvent des cellules assez vacuolisées qui donneront naissance aux fibres péricycliques; à droite, les cellules allongées, bien vacuolisées, contenant de petits plastes amylières, constituent le parenchyme périvasculaire qui entoure les premières trachéides annelées (celles-ci ne sont pas visibles sur la coupe représentée, mais sont présentes sur une coupe voisine). La région centrale du faisceau est formée par

entrenœud (fig. 67). Ces faisceaux ressemblent beaucoup à celui que nous venons de décrire : au centre se trouvent de petites cellules très méristématiques flanquées de part et d'autre de cellules un peu plus grandes en voie de différenciation soit en xylème, soit en phloème. Au

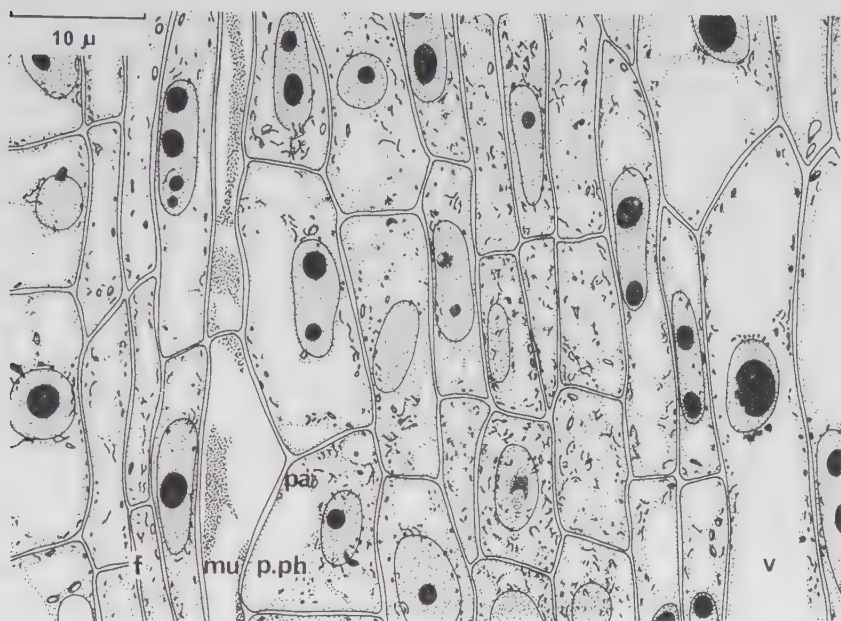


FIG. 67. — Coupe radiale dans le cinquième entrenœud d'une tige à peu près au même état de développement que celle de la figure 66, et montrant un jeune faisceau médian provenant de la cinquième paire de feuilles. A droite, les cellules grandes, largement vacuolisées, représentent de très jeunes trachéides ou vaisseaux (*v.*). Plus au centre, se trouvent des cellules très méristématiques. Vers la gauche, on peut reconnaître successivement des cellules courtes, contenant de petits plastes amylières (*p.a.*), qui évolueront en parenchyme phloémien (*p.ph.*) et des cellules plus étroites, plus allongées, qui donneront les fibres péricycliques (*f.*). *mu* : cellules à mucilage (Regaud, hématoxyline).

contact de l'écorce, les fibres commencent à s'individualiser : certaines cellules s'allongent tout en restant étroites, leur chondriome demeure court, leurs plastes petits et peu évolués. Dans le centre du faisceau, au niveau du cinquième entrenœud, les dimensions cellulaires sont très voisines de celles du faisceau de la sixième paire dans le

de petites cellules encore très méristématiques, au cytoplasme dense et au chondriome court. Un canal à mucilage (*mu*), au contenu coagulé, se reconnaît au centre du faisceau.

B. Coupe radiale dans la zone interfasciculaire située au même niveau que **A**, mais sur une coupe plus latérale : les cellules sont courtes ; leur chondriome assez allongé et leurs petits plastes (*p.*) montrent qu'elles évoluent comme des cellules parenchymateuses banales.

sixième entrenœud. Pourtant, ce dernier ne mesure qu'une soixantaine de microns contre $350\ \mu$ pour le cinquième. L'importante croissance en longueur des faisceaux au cours du deuxième plastochrone suivant celui de l'initiation se fait par *multiplication intensive* des cellules et *non par allongement* de celles-ci.

Le diamètre du faisceau passe de 40 à $100\ \mu$ au cours de ce même plastochrone. Des coupes transversales dans un faisceau à peu près du même âge, traitées suivant la technique de Brachet, nous ont permis

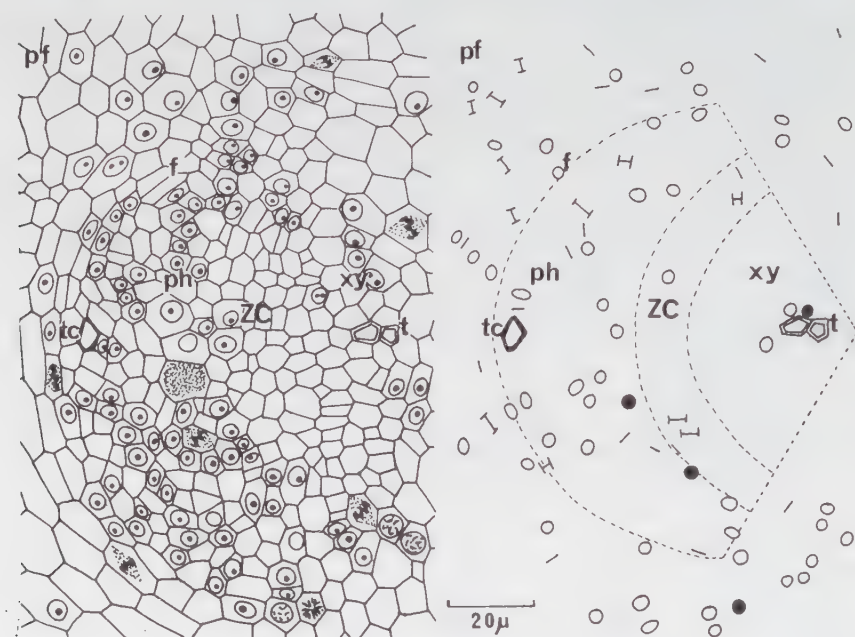


Fig. 68. — Coupe transversale d'un jeune faisceau à peu près du même âge que celui de la figure 66 et relevé de mitoses effectué sur une hauteur de $100\ \mu$ dans ce faisceau. Les mitoses sont nombreuses à la périphérie du faisceau (*p. f.*), y compris le phloème en voie de formation (*ph.*) et sur l'emplacement de la future zone cambiale (*Z. C.*). Elles sont moins fréquentes dans le xylème en cours de différenciation (*xy*). *t. c.* : premier tube criblé formé; *t* : première trachéide annelée; *f.* : futures fibres péricycliques. O : prophase; — : métaphase; H : anaphase ou télophase; les cercles noirs sont des métaphases en vue polaire (FAA; hématoxyline).

de faire quelques relevés de mitoses (fig. 68). A la périphérie du faisceau, de fréquentes divisions, en partie périclinales, contribuent à accroître son diamètre par l'incorporation de cellules parenchymateuses soit au parenchyme vasculaire, soit aux futures fibres péricycliques. D'autres cloisonnements, au sein du futur massif de fibres, assurent également l'augmentation de son épaisseur. Dans le reste du faisceau, la partie la plus externe est riche en ARN et des mitoses très fréquentes s'y produisent en tous sens : là se trouvent à la fois les premiers tubes criblés et des cellules très méristématiques. La

partie interne du faisceau est moins riche en ARN et les divisions y sont moins fréquentes; c'est dans cette zone que se différencie le xylème : la croissance des cellules, en longueur et en diamètre, y est plus importante qu'ailleurs, ce qui explique le rythme moins rapide des mitoses. A la limite de ces deux régions du faisceau, des cloisonnements périclinales répétés semblent dessiner une ébauche de « zone cambiale ». A ce moment de l'évolution, il est difficile d'affirmer que là se trouve bien le futur cambium. Cependant, la comparaison avec les étapes suivantes de la différenciation des faisceaux montre que les futures initiales cambiales prennent naissance vraisemblablement aux dépens de ces cellules allongées et un peu plus vacuolisées que leurs voisines plus externes. Les petites cellules très méristématiques de la moitié externe du faisceau édifient en effet le phloème; vers l'intérieur, les cellules plus grandes, moins riches en ARN, constituent les cellules mères du xylème.

Les faisceaux d'une unité foliaire sont donc définitivement constitués lors du deuxième plastochrone suivant celui de son initiation. Leur évolution et la différenciation du cambium adulte demandent trois à cinq semaines selon les entrenœuds.

II. — CROISSANCE DES FAISCEAUX

Nous avons étudié l'évolution des entrenœuds de deux manières : dans l'espace, en observant leur structure depuis le bourgeon jusqu'à la base de la tige, dans le temps en suivant le devenir de chacun d'eux de semaine en semaine. Les entrenœuds successifs paraissent se composer de manière analogue. Il nous semble plus évocateur, pour exposer nos résultats, de choisir la première méthode. Par exemple, dans la tige numéro 12 du tableau VIII, le premier entrenœud a déjà achevé sa croissance en longueur : depuis le bourgeon jusqu'à cet entrenœud, nous trouverons donc toutes les étapes de la maturation des faisceaux. Le point végétatif de cette tige initie tout juste la huitième paire de feuilles. Il a à peine un plastochrone d'avance sur ceux des tiges numéros 7 et 10 que nous avons observées au paragraphe précédent. Ce laps de temps a suffi pour que le premier entrenœud arrive à maturité tandis que, sous l'apex, le cinquième entrenœud a tout juste doublé de longueur. Les faisceaux de ce dernier ressemblent tout à fait à ceux que nous avons décrits dans ce même entrenœud pour la tige n° 10.

1° *Le quatrième entrenœud.*

Cet entrenœud atteignait, au moment de la fixation, 1 cm de longueur et 2 mm de diamètre. Chez l'adulte, ces dimensions sont, en moyenne, respectivement 10 cm et 4,5 mm.

A. — STRUCTURE D'UN FAISCEAU

Une coupe radiale faite à travers le faisceau principal d'une feuille de la quatrième paire (fig. 69, A) montre une structure assez semblable à celle du faisceau de la cinquième paire décrit précédemment, mais le diamètre total du faisceau et la longueur moyenne des cellules se sont accrus.

De l'extérieur vers l'intérieur, nous trouvons quatre zones principales.

1° **Les futures fibres péricycliques** (fig. 69, B) mesurent environ $140\ \mu$ de longueur sur une dizaine de microns d'épaisseur. Leur cytoplasme est peu sidérophile, les vacuoles sont grandes. En coupe transversale, cette région apparaît sous forme d'un massif de petites cellules très claires (Pl. XVII, fig. 1). Le chondriome est formé d'éléments courts, grains ou bâtonnets; des proplastes et quelques plastes amylofères sont également visibles. Le noyau est ovoïde et renferme un à trois nucléoles de $2\text{ à }2,5\ \mu$ de diamètre.

2° **Le phloème en voie de différenciation** comprend des tubes criblés à des degrés variables de maturation. Ils ont un cytoplasme très clair et un chondriome granuleux. Leurs noyaux présentent une dégénérescence de type pycnotique (fig. 72, B, H et I). Les cellules compagnes (fig. 69, cc), toujours très sidérophiles, se reconnaissent à leurs petites vacuoles et à leur chondriome assez court. Elles ne contiennent pas de plastes visibles et leurs noyaux, très étirés, renferment plusieurs nucléoles assez volumineux. Les cellules les plus externes du parenchyme libérien sont déjà bien différenciées; elles possèdent une ou plusieurs grosses vacuoles, des plastes chlorophylliens ou amylofères et des chondriocontes associés en chaînes. Ça et là se voient de très grandes cellules, plus ou moins vides, au contenu rétracté par la fixation, et qui sont sans doute des cellules à mucilage.

FIG. 69. — Coupes radiales dans le quatrième entrenœud d'une jeune tige (cf. Pl. XVII, fig. 1). 13 avril. Regaud; Mac Manus, hématoxyline. *f.* : futures fibres péricycliques; *ph.* : phloème en cours de développement; *ta.* : cellules à tanins; *t. c.* : tube criblé; *c. c.* : cellule compagne; *c. m. ph.* : cellules mères du phloème; *Z. C.* : future zone cambiale; *xy.* : xylème en voie de différenciation; *t.* : trachéide.

A. Vue d'ensemble du faisceau. Les régions encadrées par un trait discontinu correspondent aux figures de détail B et C.

B. Détail des futures fibres péricycliques : cellules allongées possédant de petits plastes et un chondriome court.

C. Zone centrale du faisceau. A gauche, une jeune cellule compagne. De la gauche, vers le centre du faisceau, on passe insensiblement du parenchyme phloémien en cours de différenciation, reconnaissable à ses plastes amylofères (*p. a.*), à des cellules encore très méristématiques, qui représentent les cellules mères du phloème. A droite de celles-ci, les cellules un peu plus grandes, plus vacuolisées, constituent la future zone cambiale.

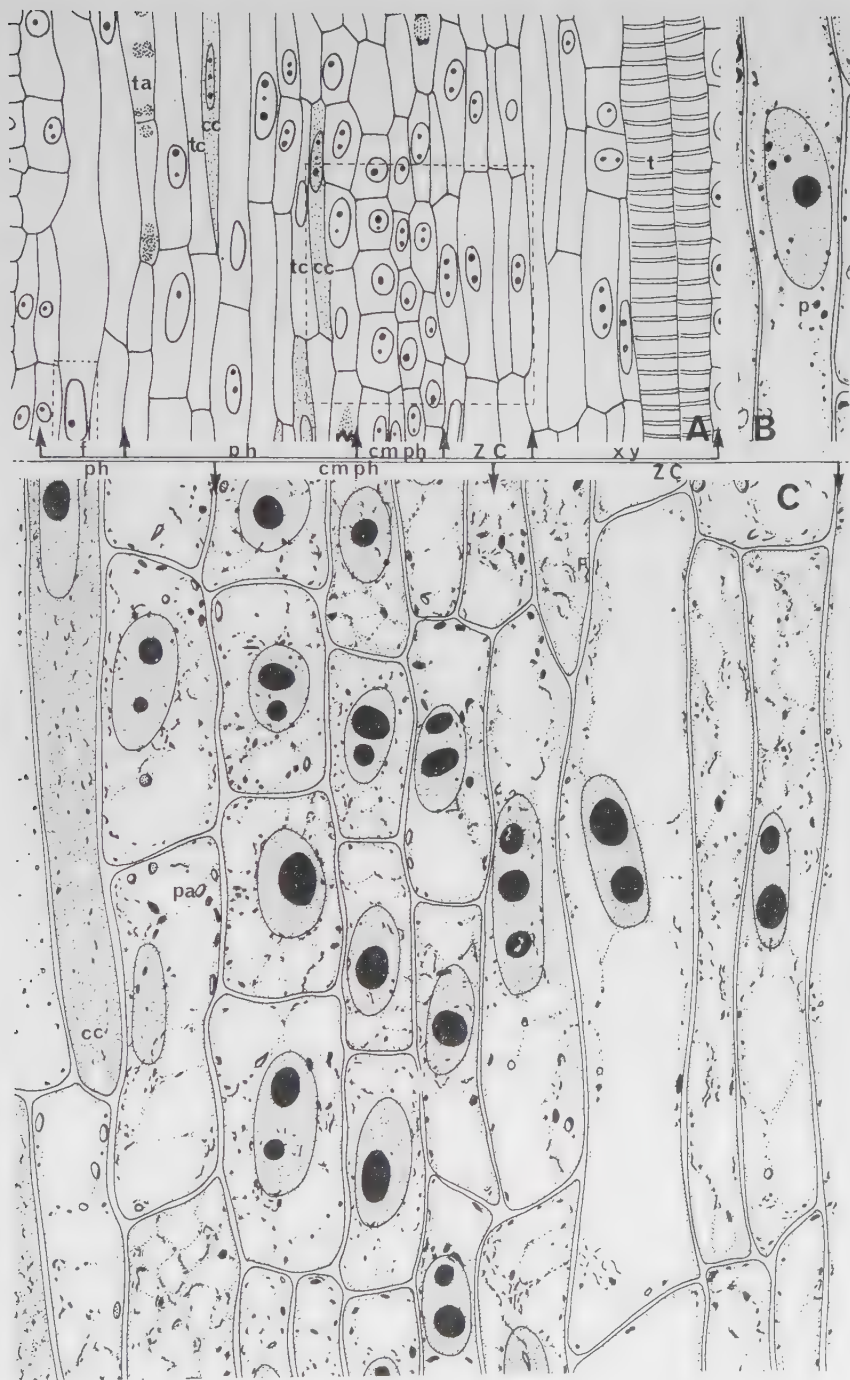


FIG. 69.

3° La région centrale du faisceau comprend deux sortes de cellules (fig. 69, C) :

— les plus externes sont les plus petites; elles mesurent $15\ \mu$ de longueur et $8\ \mu$ d'épaisseur et présentent des caractères encore très méristématiques : cytoplasme dense, petites vacuoles, chondriome court, plastes rares. Les noyaux sont sphériques ou légèrement ovoïdes et leurs nucléoles, au nombre d'un ou deux, sont assez volumineux ($3\ \mu$ de diamètre);

— les cellules plus internes sont presque aussi étroites (8 à $12\ \mu$ d'épaisseur) mais plus allongées (50 à $70\ \mu$ de longueur) et plus vacuolisées. Leurs noyaux, toujours ovoïdes, atteignent 15 à $16\ \mu$ et renferment deux ou trois nucléoles de 2 à $3\ \mu$ de diamètre. Le chondriome est constitué de bâtonnets parfois réunis en courtes chaînes. Des proplastides ou de petits plastides existent également : ils peuvent parfois élaborer de l'amidon mais jamais de chlorophylle.

4° La zone interne du faisceau est formée par le xylème en cours de différenciation. Certaines cellules s'accroissent beaucoup, tant en longueur qu'en diamètre. Une très grosse vacuole occupe presque tout l'intérieur et refoule le cytoplasme en une mince pellicule appliquée contre les parois. Le chondriome est granuleux et peu abondant. Les noyaux grossissent et les nucléoles deviennent énormes tandis que la chromatine se résorbe (fig. 72, C, D et J, p. 401); ainsi s'amorce la dégénérescence nucléaire qui accompagne la formation des vaisseaux. Mais ni épaississements, ni ornements ne sont encore visibles sur les parois. Les seuls éléments lignifiés demeurent les trachéides annelées ou spiralées, différenciées au moment de la reprise d'activité de l'apex.

D'autres cellules évoluent en parenchyme vasculaire. Les chondriomates y restent isolés et s'associent par deux ou trois; de nombreux plastides amylofères et chlorophylliens s'y différencient. Ça et là, certaines de ces cellules se chargent de tanins et dégèrent.

Les faisceaux du quatrième entrenœud, provenant des cinquième et sixième paires de feuilles sont moins développés en diamètre que ceux de la quatrième paire; mais leur constitution et leurs caractères cytologiques sont semblables à ceux que nous venons de décrire.

B. — LA PROLIFÉRATION CELLULAIRE DANS LES FAISCEAUX

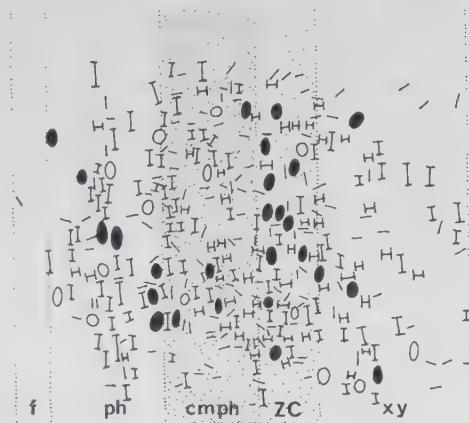
Des coupes transversales et radiales effectuées dans un entrenœud du même âge et traitées suivant la technique de Brachet nous confirment que c'est bien la région centrale méristématique qui est aussi la plus riche à la fois en ARN et en divisions (Pl. XVIII, fig. 1 et XIX, fig. 1). La répartition des mitoses dans le faisceau est illustrée par le relevé de la figure 70 et par le tableau X.

Dans la région centrale du faisceau, les mitoses sont à peu près aussi nombreuses partout, bien que les petites cellules externes, d'as-

pect plus méristématique, se divisent un peu plus fréquemment. Cependant, la nature des mitoses dans ces deux zones est différente. Les cloisonnements transversaux constituent les trois quarts des

FIG. 70.

Relevé de mitoses effectué sur des coupes radiales dans un entre-nœud du même âge que celui de la figure 69. Au centre, en pointillé, la zone centrale du faisceau, plus riche en ARN, est aussi plus riche en mitoses : elle est formée par les cellules mères du phloème (*c. m. ph.*) vers l'extérieur et par la future zone cambiale (*Z.C.*) vers l'intérieur. A gauche, les futures fibres péricycliques (*f.*) et le phloème en voie de différenciation (*ph.*). A droite, le xylème jeune (*xy.*). O : prophase; — : métaphase; H : anaphase ou télophase. Les cercles noirs représentent des métaphases en vue polaire.



mitoses dans les petites cellules, tandis que dans les cellules les plus internes, les divisions périclines sont presque aussi fréquentes que les transversales. Cette zone interne manifeste, comme la zone cambiale, une très grande facilité pour se régénérer par des cloisonnements périclines.

Une autre raison nous suggère qu'il est peu vraisemblable que les

TABLEAU X. — RÉPARTITION DES MITOSES
DANS UN FAISCEAU DU QUATRIÈME ENTRENOEUD

		NOMBRE TOTAL DE MITOSES	POURCENTAGE DES DIFFÉRENTES MITOSES		
			Transverses (%)	Périclines (%)	Anticlines (%)
Fibres et phloème		67	75	15	10
Zone centrale.	Cellules très méristématiques, externes (cellules mères du phloème)	112	73	23	4
	Cellules moins méristématiques, internes (Future zone cambiale)	98	45	35	12
Xylème		57	61	30	9

petites cellules très méristématiques soient les cellules-mères du cambium. Si tel était le cas, ces cellules, longues d'une vingtaine de microns, verraient cette longueur multipliée par 16 en devenant des initiales cambiales de 250 μ environ (longueur moyenne au moment où cesse l'élongation de la tige). Cette croissance assurerait une hauteur de 16 cm à l'entrenœud adulte sans qu'intervienne aucune division transversale. Or, cette hauteur n'est presque jamais atteinte par le quatrième entrenœud (tableau IX) ; bien plus, les cloisonnements transversaux sont extrêmement nombreux dans ces cellules. La transformation de ces dernières en phloème, en particulier en cellules de parenchyme de 90 μ de hauteur moyenne, n'implique qu'une multiplication par 5 ou 6 de leur longueur. Au contraire, les cellules plus internes sont déjà au moins trois fois plus longues et se cloisonnent transversalement presque deux fois moins fréquemment.

Ce raisonnement ne tient pas compte de l'augmentation des diamètres de la tige et du cambium au cours de la première année. Mais cette augmentation est relativement peu importante, le diamètre du cylindre conducteur ne fait que doubler et les mitoses anticlines paraissent assez nombreuses pour assurer, dans une large part, cet accroissement en largeur. Ce dernier est complété par la croissance intrusive des initiales fusiformes après l'arrêt de l'élongation de la tige, comme nous le verrons plus loin.

C. — LA ZONE INTERFASCICULAIRE

Dans le quatrième entrenœud, les faisceaux se trouvent séparés par des bandes de parenchyme de trois à quatre cellules de largeur. En comparant une coupe radiale de la région interfasciculaire du sixième entrenœud (fig. 66, *B*) et une coupe analogue prise dans le quatrième (fig. 71), nous voyons que la différenciation des cellules au niveau de la future zone cambiale est beaucoup moins rapide que pour les cellules plus externes ou plus internes. A cet endroit, les cellules, un peu allongées (20 à 40 μ), sont très vacuolisées, mais leur chon-

FIG. 71. — Coupe radiale dans la région interfasciculaire du quatrième entrenœud. Les cellules parenchymateuses centrales, situées juste entre les faisceaux, sont assez allongées et renferment quelques plastes amylières (*p. a.*).

FIG. 72. — Etude de la dégénérescence nucléaire au cours de l'évolution des cellules procambiales en tubes criblés, vaisseaux ou fibres. **A** à **F** : Navachine, hématoxyline; **G** à **L** : Helly, Feulgen.

A et **G** : noyaux normaux.

B, **H** et **I** : dégénérescence pycnotique dans un tube criblé jeune.

C, **D** et **J** : dégénérescence par gonflement et déchromatinisation dans un jeune vaisseau.

E, **F**, **K** et **L** : dégénérescence par gonflement et déchromatinisation dans une fibre péricyclique.

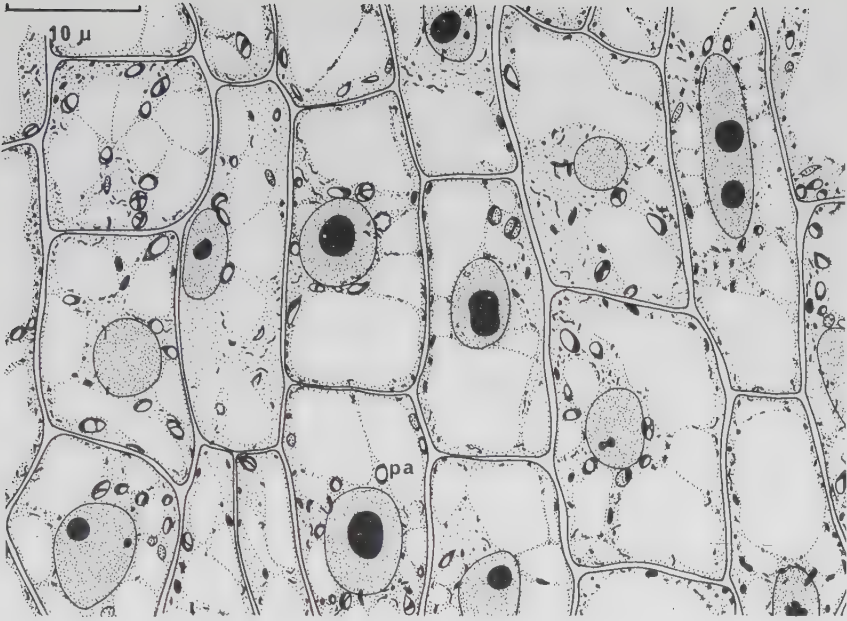


FIG. 71.

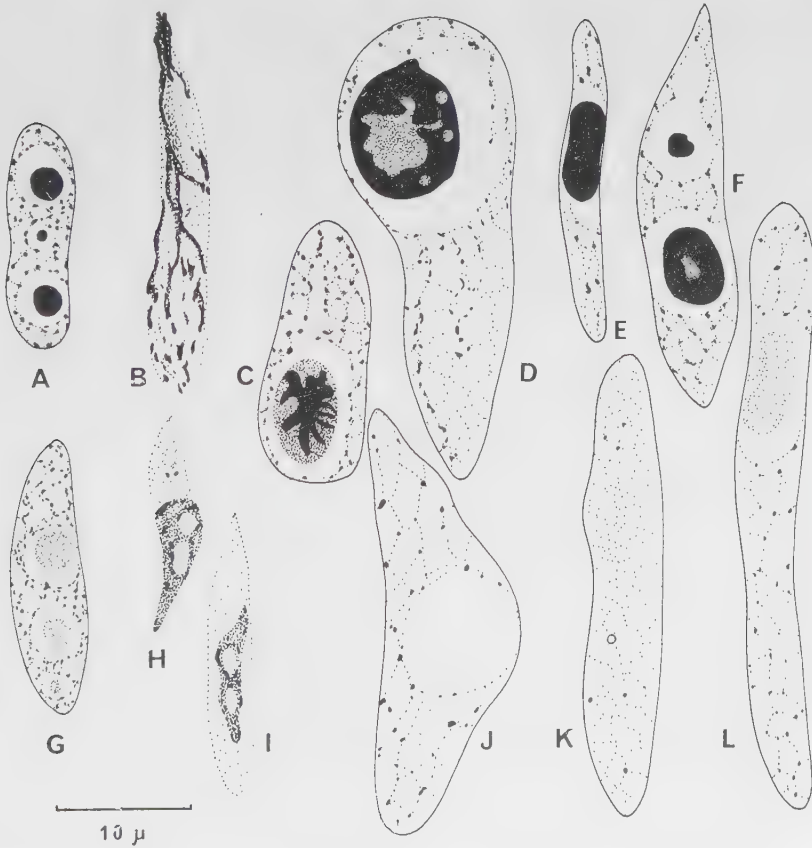


FIG. 72.

driome demeure assez court; les plastes chlorophylliens et amylières sont moins nombreux que dans le parenchyme voisin et les noyaux conservent des nucléoles assez gros. Ces cellules ressemblent donc beaucoup aux initiales radiales, bien que ces dernières ne contiennent pas d'amidon en avril ou en mai. Il s'agit là en effet de cellules-mères d'initiales radiales; cependant, un certain nombre d'entre elles peuvent sans doute évoluer en initiales fusiformes.

2° Le troisième entrenœud.

Au moment de la fixation, le troisième entrenœud de la tige que nous étudions mesurait 2 cm de longueur et 4 mm de diamètre. Dans un rameau d'un an, ces dimensions atteignent en moyenne 15 cm et 7 mm. Cet entrenœud est presque toujours le plus long de ceux qui composent un rameau.

Une coupe transversale (Pl. XVII, fig. 2) montre qu'il existe dans les faisceaux une zone où prédominent les cloisonnements péricleins et qui évoque tout à fait le cambium de la tige adulte. Des échantillons du même âge, traités suivant la technique de Brachet, indiquent que cette région contient plus d'ARN que le phloème ou le xylème, tout en étant moins riche que le tissu qui la sépare du phloème différencié (Pl. XVIII, fig. 2). Nous retrouvons ainsi, au cœur des faisceaux, les deux parties déjà observées dans l'entrenœud supérieur; une région très méristématique située contre le phloème en voie de maturation à laquelle succède une zone d'aspect plus ou moins cambial, mais moins méristématique, passant insensiblement au xylème au cours d'évolution. Les arcs « cambiaux » des différents faisceaux n'appar-

FIG. 73. — Coupe radiale dans le troisième entrenœud d'une tige jeune (cf. Pl. XVII, fig. 2): 13 avril. Regaud, hématoxyline. *f.* : futures fibres péricycliques; *ph.* : phloème jeune; *t.c.* : tube criblé; *c.c.* : cellule compagne; *c.m.ph.* : cellules mères du phloème; *Z. C.* : futures cellules cambiales; *xy.* : xylème jeune; *t.* : trachéide; *v.* : jeune vaisseau.

A. Vue d'ensemble du faisceau. La future zone cambiale se distingue bien maintenant des cellules mères du phloème par la taille plus grande de ses cellules. Les régions encadrées par un trait discontinu sont représentées en détail dans les figures **B** à **E**.

B. Futures fibres péricycliques : cellules allongées, très vacuolisées, renfermant de tout petits proplastés (*p.*) et un chondriome court.

C. Cellules mères du phloème, plus grandes et plus vacuolisées que dans l'entrenœud précédent; chondriosomes plus allongés, mais cytoplasme encore très sidérophile et proplastés (*p.*) peu différenciés.

D. Futures cellules cambiales : assez allongées, bien vacuolisées, mais plastés (*p.*) peu différenciés et chondriosomes courts.

E. Vaisseau en voie de différenciation contenant un noyau lobé, séparé en deux par le plan de coupe, et pourvu d'un nucléole géant. Cytoplasme clair, plastés peu différenciés et chondriome court. Ce vaisseau jeune est entouré de cellules banales de parenchyme vasculaire.

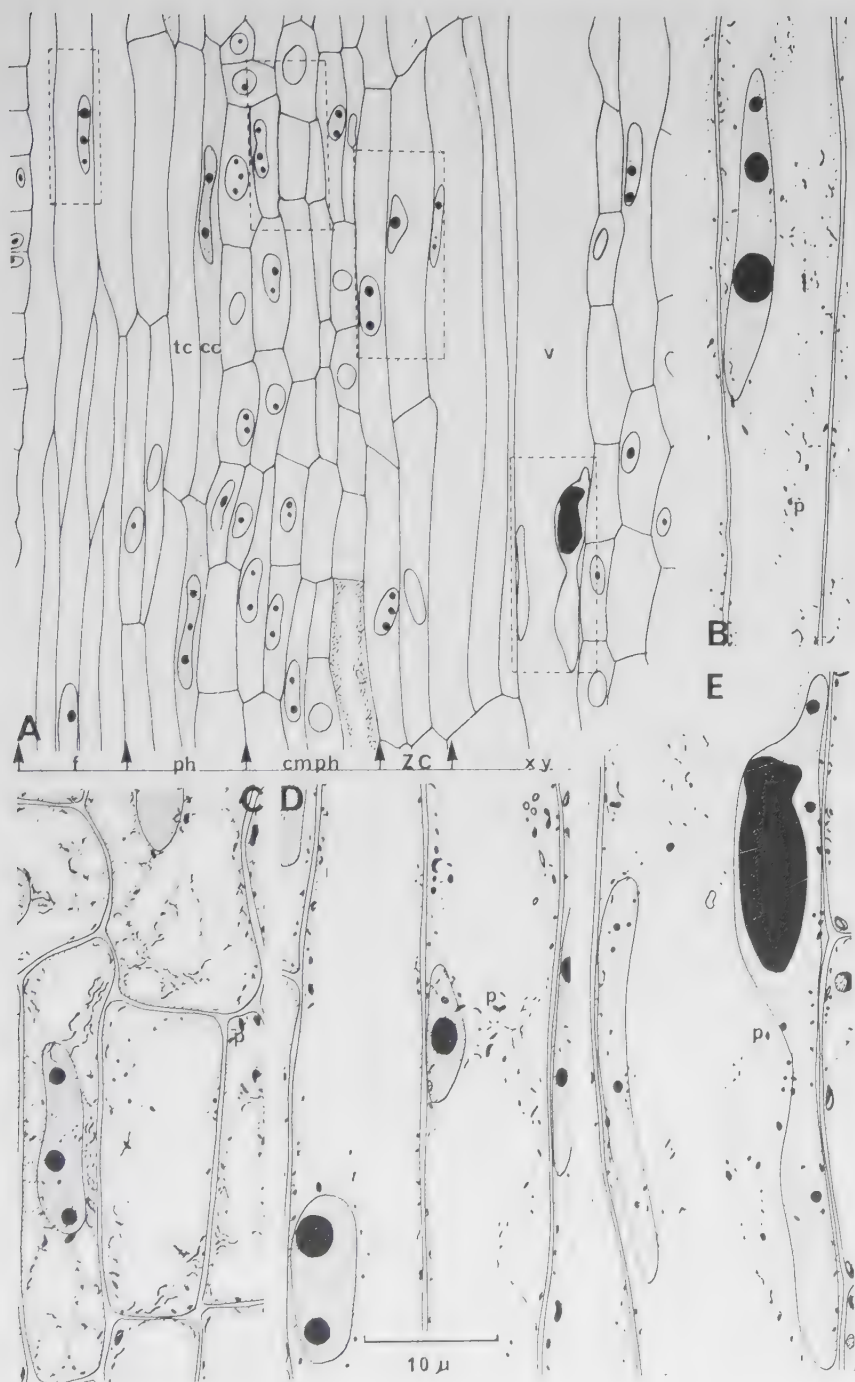


FIG. 73.

raissent plus séparés par des travées parenchymateuses, mais sont unis par des bandes de futures initiales radiales.

Les faisceaux provenant de feuilles différentes, bien que de dimensions variables, ont la même constitution. Une coupe radiale pratiquée dans l'un d'eux permet de retrouver les quatre parties décrites dans le quatrième entrenœud (fig. 73, A).

1° **Les futures fibres péri-cycliques** (fig. 73, B). — Elles forment un massif épais de 30 à 40 μ . Elles sont un peu plus allongées que dans l'entrenœud précédent et mesurent 150 à 200 μ . Leurs noyaux se sont également accrus en longueur. Le chondriome est devenu presque exclusivement punctiforme et les plastes sont souvent différenciés en proplastés.

Il est assez fréquent, à ce moment de la croissance du rameau, de trouver le massif de futures fibres juste au contact des premiers tubes criblés formés. Ceci ne s'explique que par la transformation en fibres de cellules de parenchyme phloémien. Il arrive même que les tubes criblés du protophloème soient eux-mêmes incorporés aux massifs fibreux en formation.

2° **Le phloème proprement dit.** — Cette zone comporte des cellules criblées à tous les degrés de l'évolution et montrant toutes les étapes de la dégénérescence nucléaire (fig. 72, B, H et I). Chacune d'elles se trouve flanquée d'une cellule compagne. Le parenchyme présente aussi des étapes variées de son évolution.

3° **La région centrale du faisceau.** — *Les cellules très méristématiques* (fig. 73, C), situées contre le phloème, se cloisonnent en tous sens et leur aspect est très variable; elles peuvent être isodiamétriques ($20 \times 20 \mu$) ou bien étroites et longues ($8 \times 50 \mu$). Suivant la forme de ces cellules, leurs noyaux sont sphériques ($5 \times 5 \mu$) ou ovoïdes ($3 \times 15 \mu$) et renferment un ou plusieurs nucléoles de 1,5 à 3 μ de diamètre. Le cytoplasme, assez sidérophile, contient une ou plusieurs vacuoles. Les chondriocentes sont isolés ou bien associés en chaînes courtes, les proplastés sont bien visibles, mais rarement différenciés.

Les cellules de la zone d'aspect cambial (fig. 73, D) sont nettement plus allongées que dans le quatrième entrenœud; elles mesurent 100 à 200 μ de long sur une dizaine de microns d'épaisseur et autant de largeur. En vue tangentielle (Pl. XIX, fig. 2), ces cellules sont toujours rectangulaires et n'offrent pas encore l'aspect fusiforme caractéristique du cambium. Cependant, leurs autres caractères les rapprochent beaucoup des initiales cambiales. Leur noyau mesure de 12 à 20 μ de longueur et possède plusieurs nucléoles dont le plus gros peut atteindre 3,5 μ de diamètre. Leur vacuole est unique, leur chondriome court. Des proplastés sont facilement reconnaissables malgré leur petite taille.

4° **Le xylème.** — Tout contre la zone d'aspect cambial, de grandes cellules presque vides représentent des vaisseaux en cours de matura-

tion (fig. 73, E). Dans l'un d'eux, le noyau très gonflé, pourvu d'un énorme nucléole, a été sectionné en deux parties par le plan de coupe. Le cytoplasme de ce futur vaisseau renferme un chondriome granuleux et des proplastes. La coupe dessinée ne passe pas par les éléments annelés du protoxylème. Ceux-ci toujours peu nombreux, sont visibles sur une coupe voisine.

Les cellules du parenchyme vasculaire contiennent de gros plastes chlorophylliens et amylofères et un chondriome dont les éléments s'associent en chaînes plus ou moins longues.

Les travées cellulaires qui séparent les faisceaux ressemblent beaucoup à celles que nous avons observées dans le quatrième entrenœud. La zone interfasciculaire est remarquable par son évolution très ralentie.

3° *Le deuxième entrenœud.*

Le second entrenœud a presque atteint, au moment de la fixation, la moitié de sa longueur définitive puisqu'il mesure 4 cm et que la longueur moyenne de l'entrenœud adulte est de 10 cm. Des coupes transversales (Pl. XVII, fig. 3) permettent de constater que le diamètre des faisceaux s'est nettement accru. Il existe maintenant, tout autour de la tige, une zone d'aspect cambial continue et assez épaisse. Les divisions sont cependant encore très nombreuses dans *tous* les tissus du rameau.

Les coupes radiales (fig. 74, A) montrent l'évolution des diverses régions des faisceaux par rapport au troisième entrenœud.

1° **Les fibres péricycliques** atteignent maintenant 350 à 400 μ (fig. 74, B) : elles sont devenues effilées à leurs extrémités. Le chondriome conserve les mêmes caractères que dans l'entrenœud précédent, mais les noyaux commencent à dégénérer comme ceux des vaisseaux (fig. 72, E, F, K, L). Ils s'accroissent considérablement, surtout en longueur, et peuvent mesurer jusqu'à 35 μ . Le nucléole devient très gros (7 μ de diamètre). Les colorations effectuées suivant la méthode de Feulgen montrent une nette déchromatinisation. Cependant, les parois des futures fibres demeurent encore minces et non lignifiées.

2° **Dans le phloème**, les tubes criblés sont de plus en plus nombreux, mais les caractères des diverses catégories de cellules sont les mêmes que ceux du troisième entrenœud.

3° **La zone centrale**, entre les plus jeunes tubes criblés et les vaisseaux en voie de différenciation, comporte toujours deux sortes de cellules (fig. 74, C).

Les cellules les plus externes continuent à se cloisonner en tous sens. Mais leurs dimensions ont augmenté; elles mesurent maintenant

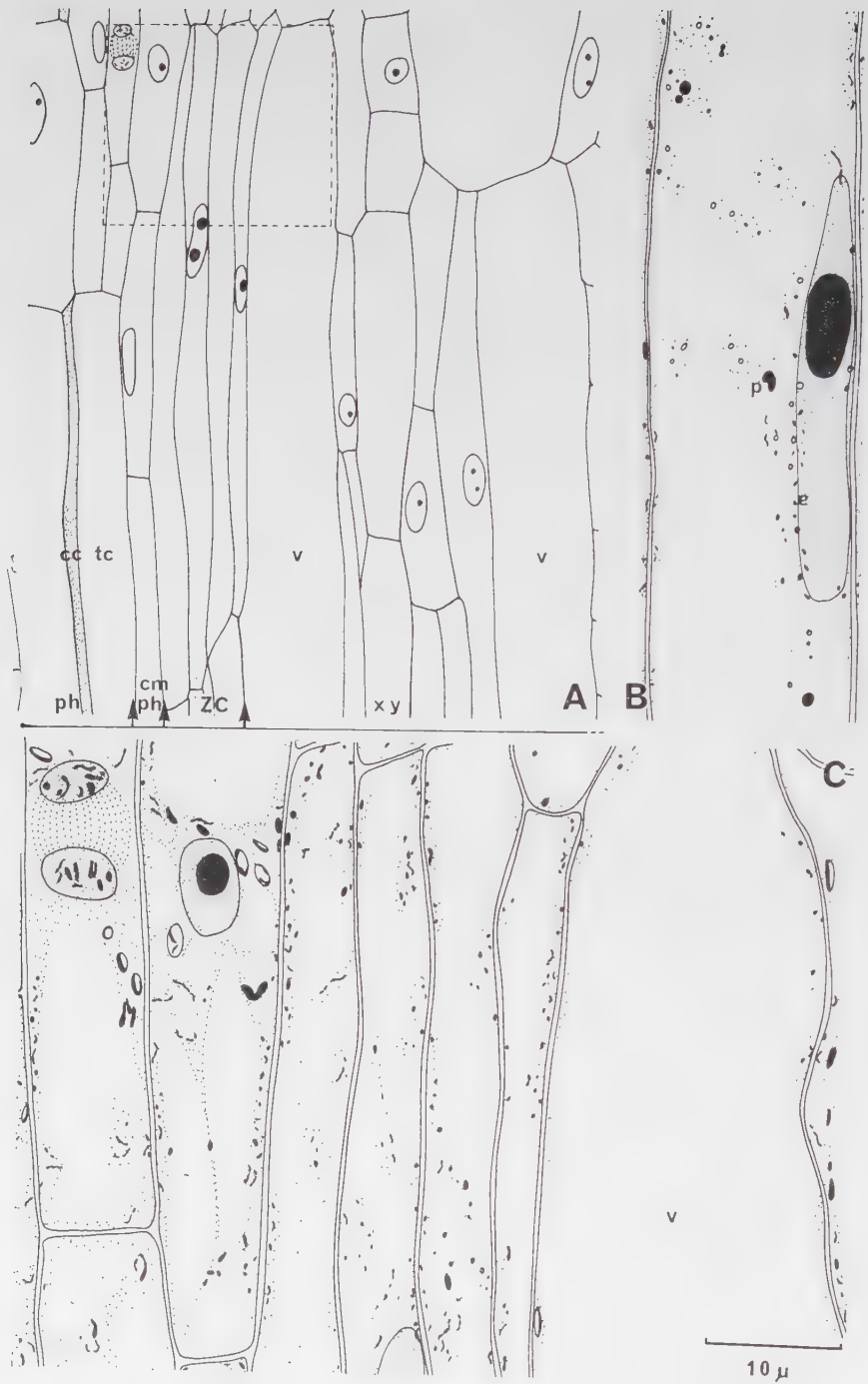


FIG. 74.

de 40 à 70 μ sur 10 à 20 μ . En même temps qu'elles s'accroissent, elles se différencient; leurs vacuoles grossissent et se fusionnent, du moins en partie; les proplastes évoluent en plastes amylofères et chlorophylliens; la teneur en ARN demeure encore plus grande que dans la future zone cambiale, mais elle est notablement plus faible que dans l'entrenœud supérieur (Pl. XVIII, fig. 3). Lorsque la croissance se ralentit, la plupart de ces cellules se transforment ainsi en parenchyme phloémien; quelques-unes donneront des tubes criblés et leurs cellules-compagnes. Il paraît se produire à ce moment un épuisement progressif de cette région *demeurée très méristématique pendant presque toute la croissance en longueur. Cette zone semble avoir joué jusque-là le rôle de « réserve » de cellules-mères du phloème, tandis que la future zone cambiale fournissait déjà des cellules au xylème.*

Les futures cellules cambiales commencent à s'effiler aux extrémités et apparaissent, en vue

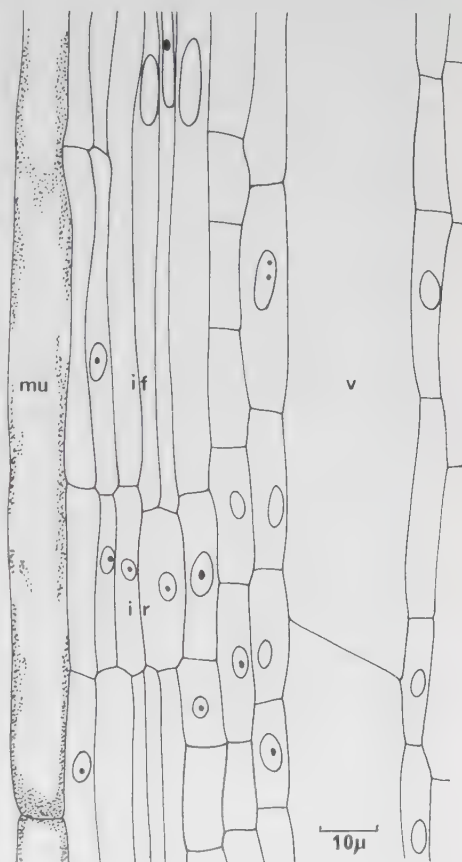


FIG. 75. — Coupe radiale dans le même entrenœud que celui de la figure 74. Il est parfois possible de distinguer déjà les futures initiales radiales (*i. r.*) des jeunes initiales fusiformes (*i. f.*), dans certaines régions de la zone cambiale. *v.* : jeune vaisseau; *mu.* : canal à mucilage.

FIG. 74. — Coupe radiale dans le deuxième entrenœud d'une tige jeune (cf. Pl. XVII, fig. 3). 13 avril. Regaud, hématoxyline. Mêmes légendes que pour la figure 73.

A. Vue d'ensemble de la partie centrale du faisceau : les cellules sont plus allongées que dans l'entrenœud immédiatement supérieur. La future zone cambiale se reconnaît facilement, à ses cellules aplaties et allongées. La région encadrée par un trait discontinu est représentée en détail, figure **C**.

B. Détail d'une fibre péricyclique en fin d'évolution : le noyau dégénère. Cytoplasme devenu très clair, chondriome punctiforme et plus ou moins vésiculisé; il subsiste quelques proplastes (*p.*).

C. Détail de la zone centrale du faisceau : à gauche, cellules mères du phloème se différenciant en parenchyme; au centre, jeunes cellules cambiales renfermant des chondriosomes en majorité punctiformes et de rares proplastates. A droite, se forme un très jeune vaisseau.

tangentielle, presque fusiformes (fig. 76, A). Elles sont encore relativement courtes car elles ne dépassent pas 200 μ ; leur noyau aux nucléoles volumineux, leur chondriome court, leurs proplastés à aspect vésiculeux leur confèrent des caractères semblables à ceux des initiales fusiformes de la tige adulte, à la même saison. Dans cette zone, les mitoses sont maintenant essentiellement périclinales. Cependant, des cloisonnements transversaux se produisent encore; certains d'entre eux donnent naissance à des cellules courtes de 40 à 50 μ qui, sans s'allonger, se divisent tangentiellement (fig. 75) : ce sont là les *premières initiales radiales intrafasciculaires*.

4° Dans le **xylème**, le nombre des futurs vaisseaux a augmenté. Au voisinage des éléments annelés ou spiralés du pôle vasculaire, la membrane des jeunes vaisseaux commence à s'épaissir, mais sans se lignifier encore. Dans les autres, on observe des stades de plus en plus avancés de dégénérescence nucléaire.

Entre les faisceaux, la future zone cambiale s'est épaissie grâce aux cloisonnements périclinales des cellules. Celles-ci ont peu évolué et montrent des caractères très voisins de ceux des initiales radiales adultes; mais elles conservent encore de gros plastés.

4° *Le premier entrenœud.*

Cet entrenœud, de 3 cm de longueur, a achevé sa croissance (Pl. XVII, fig. 4).

1° Les **fibres péricycliques** sont maintenant complètement différenciées. Leurs membranes sont épaissies et lignifiées; les noyaux sont totalement dégénérés. Le contenu de certaines cellules est altéré, tandis que d'autres renferment encore du cytoplasme et un chondriome punctiforme.

2° Le **phloème** n'est plus séparé de la zone cambiale que par deux ou trois assises de cellules en cours d'évolution. La région intermédiaire (fraction externe de la « zone centrale » du tableau X) s'est presque totalement transformée en tissu criblé.

3° La **zone cambiale** est tout à fait caractéristique (fig. 76, B) : on peut y reconnaître à la fois des initiales fusiformes et des initiales radiales semblables à celles d'une tige d'un ou deux ans. La seule différence est la longueur encore faible des cellules fusiformes qui n'atteignent encore que 220 à 250 μ . Leur élancement se poursuivra donc plus longtemps que celle de l'entrenœud.

4° Le **xylème** renferme, à la limite de la zone cambiale, des cellules en voie de différenciation. Mais presque tous les vaisseaux mis en

place pendant l'élongation de l'entrenœud sont déjà lignifiés, ainsi que les cellules voisines du parenchyme vasculaire.

Une lignification très rapide des membranes, dans les fibres et le xylème, s'est donc produite, arrêtant ainsi la croissance en longueur de l'entrenœud. A ce moment, les tissus conducteurs sont bien diffé-

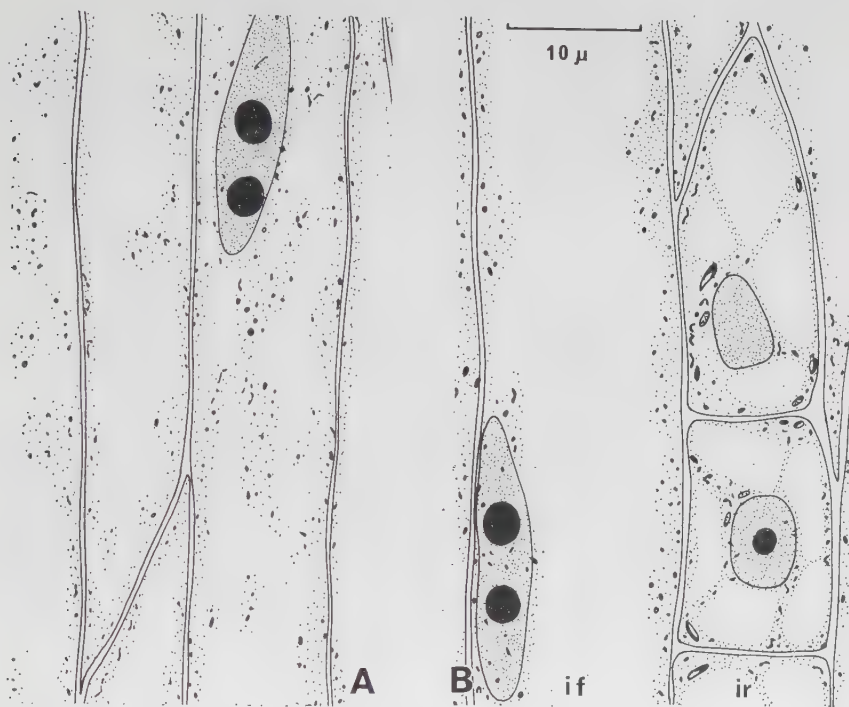


FIG. 76. — Coupes tangentielles dans la zone cambiale jeune. 13 avril (Regaud, hématoxyline).

A. Deuxième entrenœud (le même que celui qui est représenté en vue radiale figures 74 et 75) : les cellules cambiales jeunes commencent à s'effiler aux extrémités et à prendre un aspect fusiforme.

B. Premier entrenœud (cf. Pl. XVII, fig. 4) : la zone cambiale est maintenant constituée à la fois par des initiales fusiformes (*i. f.*) au chondriome punctiforme, et par des initiales radiales (*i. r.*) contenant quelques plastes chlorophylliens.

renciés. Mais, entre le phloème et le xylème, la zone cambiale assez large, bien individualisée, conserve quelques caractères embryonnaires : les initiales fusiformes sont courtes, les initiales radiales peu nombreuses; la zone cambiale, de plus, ne forme pas un anneau régulier, en section transversale, mais dessine une courbe sinueuse. Il nous faut donc voir comment elle acquiert ses caractères adultes.

Auparavant, remarquons que la maturation des différents entrenœuds se fait de façon semblable à quelques détails près. En particulier, la vitesse de croissance de l'entrenœud influe sur la rapidité de différenciation des divers tissus.

III. — MATURATION DU CAMBIUM

Lorsque l'élongation est terminée, la zone cambiale devient la région de la tige la plus riche en ARN. Elle acquiert rapidement ses autres caractères adultes, en un mois ou deux.

1° *Les entrenœuds foliaires.*

A. — CROISSANCE DES INITIALES FUSIFORMES

L'allongement des initiales fusiformes se poursuit par croissance intrusive, après la fin de l'élongation de l'entrenœud. En une quinzaine de jours, ces initiales qui ne dépassaient pas 250 μ atteignent une longueur comprise entre 280 et 340 μ , c'est-à-dire celle des initiales d'un rameau d'un an. Cette croissance intrusive provoque une augmentation du diamètre cambial et contribue ainsi à l'élargissement de l'entrenœud. Par contre, la largeur des initiales fusiformes varie peu; elle demeure voisine de 10 à 12 μ .

B. — EFFACEMENT DES ZONES INTERFASCICULAIRES, FORMATION DES INITIALES RADIALES

Sur les bords des faisceaux, la croissance intrusive des initiales fusiformes leur permet de s'étendre entre les cellules des rayons interfasciculaires. Ceux-ci formaient jusqu'alors 24 bandes verticales de deux à trois cellules de largeur sur toute la longueur de l'entrenœud; elles se trouvent disséquées en amas plus ou moins lenticulaires (fig. 77). Il est possible, également, que quelques-unes des cellules des rayons se transforment par allongement et dédifférenciation en initiales fusiformes, mais ce ne semble pas être leur destinée habituelle.

La figure 78, A présente une coupe radiale effectuée dans une ancienne zone interfasciculaire. Les initiales fusiformes qui y existent maintenant commencent à se multiplier par cloisonnements périclines, mais n'ont pas encore donné de dérivées bien différenciées. Les carac-

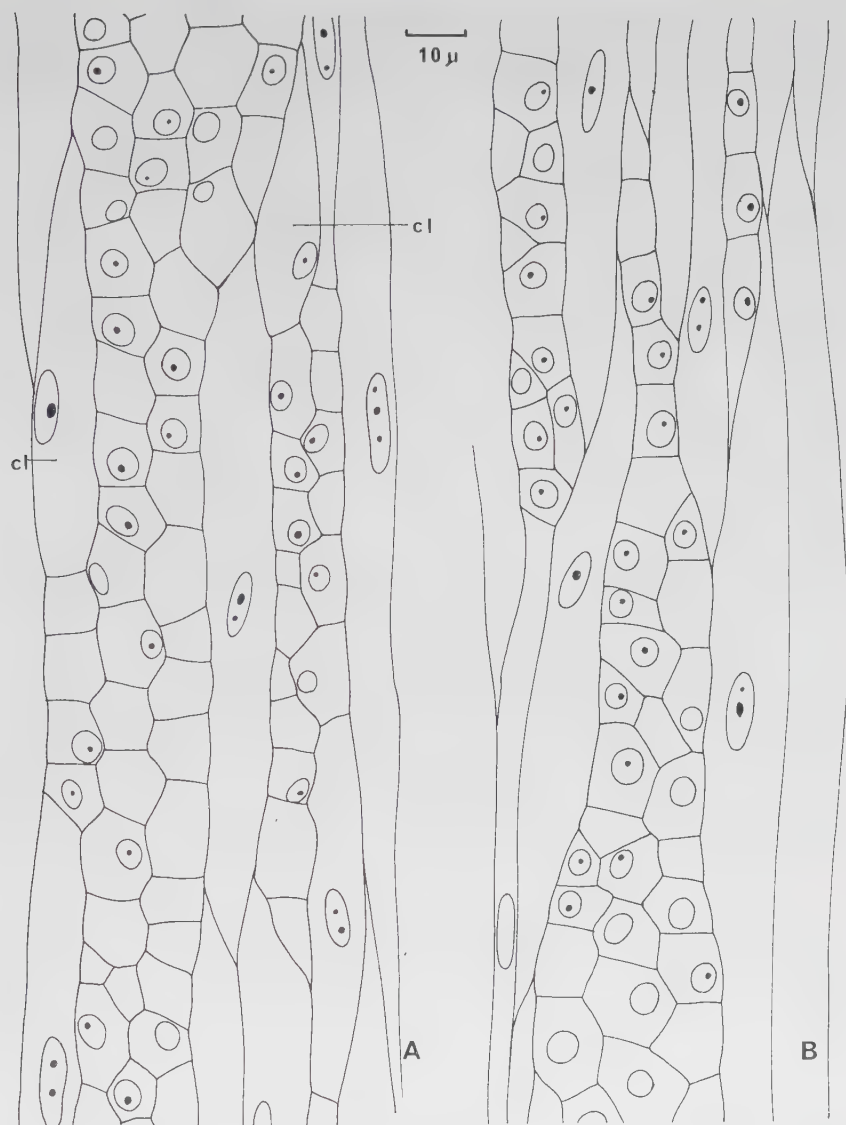


FIG. 77. — Envahissement des zones interfasciculaires par la croissance intrusive des initiales fusiformes fasciculaires dans le deuxième entrenœud, lorsque l'élongation de cet entrenœud est à peu près achevée (27 avril, vue tangentielle). Quelques cellules longues (*c.l.*) semblent résulter de l'allongement de cellules interfasciculaires courtes.

tères cellulaires de ces initiales ne présentent aucune particularité notable. Par contre, les initiales radiales sont encore riches en amyloplastes (fig. 78, B).

En même temps, à l'intérieur des faisceaux, des initiales fusiformes se cloisonnent transversalement pour donner de nouvelles initiales

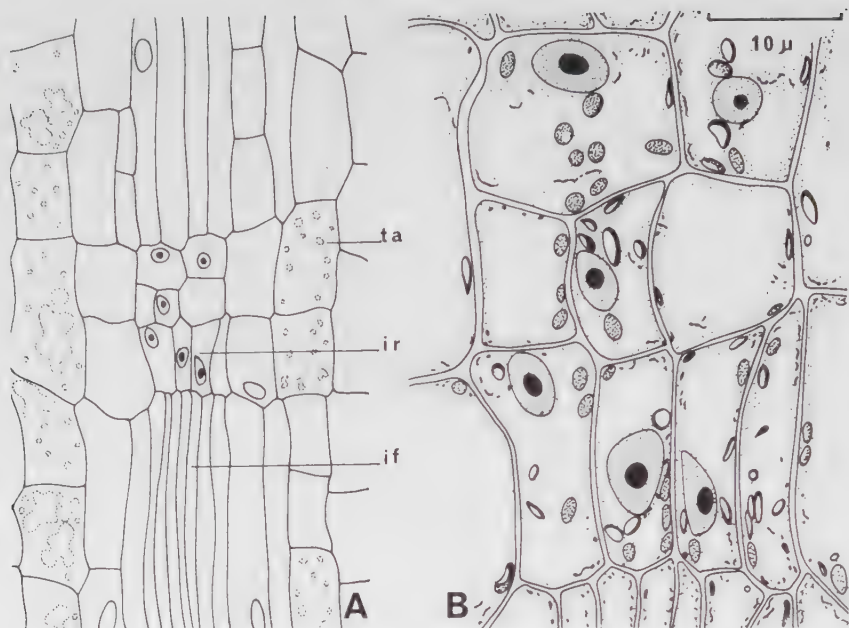


FIG. 78. — Coupe radiale de la zone interfasciculaire du sixième entrenœud (30 mai) montrant des initiales radiales jeunes (*i. r.*) n'ayant pas encore donné naissance à du parenchyme horizontal par leur fonctionnement péricline. *i. f.* : initiales fusiformes; *ta.* : cellules à tanins. Regaud; Mac Manus, hématoxyline.

A. Vue d'ensemble de la zone cambiale.

B. Détail des jeunes initiales radiales : plastes différenciés, souvent amylofères.

radiales. En juin, il devient impossible de distinguer, par leurs seuls caractères cellulaires, les initiales courtes d'origine intra ou interfasciculaire, tout au moins dans les premiers entrenœuds.

C. — LE FONCTIONNEMENT PÉRICLINE DU JEUNE CAMBIUM

Au niveau des zones interfasciculaires, des cloisonnements périclines répétés, en particulier du côté du xylème, estompent les sinuosités de la zone cambiale. Vers le milieu de mai, le cambium apparaît tout à fait régulier dans les deux ou trois premiers entrenœuds. A partir de ce moment, les divisions des initiales se font comme dans le cambium adulte, mais sur un rythme un peu plus lent.

En effet, nous avons essayé d'évaluer la fréquence des mitoses dans un entrenœud ayant achevé son élongation, en suivant la même méthode que pour le cambium adulte (cf. p. 260). Le tableau XI donne en particulier les résultats obtenus pour le deuxième entrenœud d'un

rameau de l'année fixé le 19 mai; à titre de comparaison, nous rappelons sur ce même tableau les pourcentages de divisions observés dans un entrenœud d'un an de la même tige et fixé en même temps.

TABLEAU XI. — COMPARAISON DE LA FRÉQUENCE DES DIVISIONS DANS UN ENTRENOUD DE L'ANNÉE ET DANS UN RAMEAU D'UN AN (mai)

	CELLULES VERTICALES				CELLULES HORIZONTALES			
	Total (%)	Phloème (%)	Cambium (%)	Xylème (%)	Total (%)	Phloème (%)	Cambium (%)	Xylème (%)
JEUNE ..	16	3	10	3	3,5	0	3,5	0
1 AN	34	4	20	10	5	0,4	4	0,6

En mai, les mitoses sont nettement moins nombreuses dans les entrenœuds de l'année que dans ceux d'un an, particulièrement dans le cambium et dans les dérivées xylémiennes. Dans ces dernières, le rythme des divisions n'est pas supérieur à celui que l'on observe dans le phloème en cours de différenciation, contrairement à ce qui se produit dans les tiges d'un an. L'examen des coupes transversales de tiges montre d'ailleurs que la presque totalité du xylème est déjà formée.

Le ralentissement de l'activité cambiale, et plus spécialement le ralentissement de la production du bois, est plus précoce dans les pousses de l'année que dans les rameaux d'un an, ce qui correspond tout à fait aux observations antérieures de COCKERHAM (1930) et de WAREING (1951 *b*). Cependant, les mitoses persistent dans la zone cambiale et surtout dans les dérivées phloémiennes, jusque vers la seconde moitié de septembre, aussi bien dans les entrenœuds de l'année que dans ceux d'un an. Dans les deux cas, le ralentissement de l'activité commence par le xylème puis gagne le cambium et enfin le phloème.

D. — ACCUMULATION DES LIPIDES DANS LE CAMBIUM (Pl. XX).

Dès son initiation au niveau du point végétatif, le procambium apparaît presque dépourvu de granulations lipidiques. Les initiales fusiformes, lorsqu'elles s'individualisent, sont très pauvres en lipides. Ceux-ci s'accumulent progressivement dans le cambium de l'année lorsque l'élongation des entrenœuds de la jeune tige est terminée, en même temps qu'ils s'accumulent dans la zone cambiale des entrenœuds plus âgés.

E. — LES TRANSFORMATIONS CYTOLOGIQUES
ACCOMPAGNANT LE RALENTISSEMENT
DE L'ACTIVITÉ PROLIFÉRATRICE

En mai (fig. 79, A), les initiales fusiformes ont les mêmes caractères dans les entrenœuds de l'année et dans ceux qui sont plus âgés. Au fur et à mesure que la prolifération cellulaire diminue, nous voyons

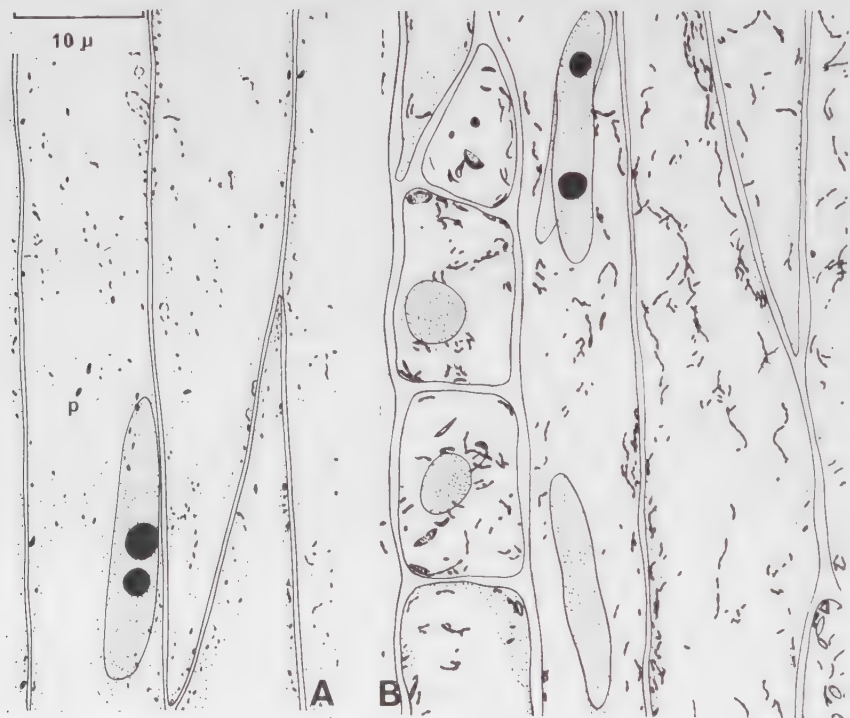


FIG. 79. — Coupes tangentielle dans la zone cambiale d'entrenœuds de l'année. (Regaud, hématoxyline.)

A. 12 mai : jeunes cellules cambiales du troisième entrenœud; chondriome punctiforme et proplastes à peine visibles comme dans les initiales fusiformes des entrenœuds d'un ou de deux ans (cf. fig. 44, **A**).

B. 27 juin : l'activité péricline du cambium jeune a diminué et des chaînes de chondriosomes se forment, comme dans le cambium d'entrenœuds âgés (cf. fig. 47, **B**).

les mitochondries s'associer en chaînes plus ou moins longues, aussi bien dans les rameaux jeunes que dans les tiges d'un ou de deux ans (fig. 79, **B**). L'évolution cytologique de la zone cambiale est désormais parallèle dans les entrenœuds d'âge différent (fig. 49, *p.*).

Ainsi, très peu de temps après la fin de l'élongation du rameau, le

cambium des entrenœuds de première année présente un aspect et un fonctionnement très voisin de celui des rameaux d'un an. L'évolution cambiale est donc achevée vers la fin de juin.

2° *Le cambium au niveau des écailles.*

Au contraire, l'évolution histologique du cambium dans les entrenœuds des écailles n'est pas terminée à la fin de la première saison de croissance. A l'automne, les faisceaux sont encore séparés par des zones interfasciculaires nettes, le cambium dessine des sinuosités lorsqu'on l'observe en coupe transversale. En raison de la très faible élongation des entrenœuds à ce niveau, les initiales fusiformes demeurent très courtes (80 à 100 μ) et paraissent presque étagées en coupe tangentielle.

La régularisation de la circonférence cambiale et l'accroissement des initiales fusiformes ont lieu au printemps suivant. Mais la longueur des initiales fusiformes reste plus faible que dans les entrenœuds foliaires; elles n'atteignent que 100 à 150 μ à la fin de la deuxième saison de croissance.

IV. — CONCLUSIONS

La comparaison du comportement des différents entrenœuds et les observations que nous venons de faire permettent de tracer l'évolution de chacun des tissus des jeunes faisceaux foliaires à partir du moment où sont apparus les premiers éléments conducteurs.

1° *Les fibres péricycliques.*

Les fibres péricycliques se différencient en même temps que le faisceau. Bien que d'origine mixte, procambiale et corticale, elles font partie intégrante du faisceau en cours de maturation. Nous ne conservons, pour les désigner, le terme « péricycliques » que pour des raisons de commodité et d'habitude. En fait, elles ne dérivent pas d'un péricycle différencié; elles occupent, par rapport au protophloème, la même position anatomique et ontogénique que le parenchyme vasculaire, autour des éléments annelés, par rapport au protoxylème.

Leur évolution est caractérisée par une élongation et une vacuolisation précoces, tandis que la dégénérescence nucléaire est tardive. Celle-ci se produit aux derniers stades de l'allongement de l'entrenœud et se fait par gonflement et déchromatinisation. Tout au long de la vie de ces futures fibres, leur chondriome reste punctiforme. Les petits

plastiques qu'elles possédaient au début de leur évolution régressent assez rapidement. La dégénérescence du contenu cellulaire suit de près, en général, la lignification de leurs parois.

2° *Le phloème.*

La mise en place des premiers tubes criblés et de leurs cellules-compagnes est précoce. Le massif de phloème s'accroît ensuite par la multiplication des cellules phloémiennes elles-mêmes, ainsi que par l'adjonction de nouvelles cellules provenant de la région centrale du faisceau. Dans cette région, les cellules demeurent très longtemps méristématiques et se multiplient de façon incessante. Elles ne se différencient en phloème qu'après la formation des initiales fusiformes. Elles semblent ainsi jouer un rôle de réserve méristématique pour le phloème.

Pendant toute la durée de l'élongation, de nouveaux tubes criblés se forment et les cellules du parenchyme se différencient. L'évolution des divers éléments du phloème se produit à divers moments de la croissance, mais elle se fait toujours de façon semblable.

Les tubes criblés se distinguent très tôt par leur élongation précoce. Un cloisonnement longitudinal donne naissance à une cellule-compagne. Celle-ci reste très riche en ARN, très peu vacuolisée et son chondriome demeure punctiforme : elle conserve ainsi certains caractères méristématiques. Le futur tube criblé se vacuolise ; son chondriome reste également court ; son noyau subit une dégénérescence de type pycnotique, comme dans le phloème secondaire ; puis les plages criblées se constituent. La différenciation du parenchyme phloémien est tout à fait banale. Les cellules augmentent de taille en se vacuolisant. Les plastiques grossissent, se multiplient et se chargent d'amidon et de chlorophylle. Les chondriocontes s'associent en chaînes.

Lorsque l'élongation du rameau est achevée, les cellules les plus externes du phloème, parenchyme et premiers tubes criblés formés, peuvent se lignifier et s'adjoindre aux fibres « péricycliques ».

3° *La zone cambiale.*

A. — LES INITIALES FUSIFORMES

Dans les faisceaux, la future zone cambiale se reconnaît précocement à ses cellules plus grandes, plus vacuolisées et moins riches en ARN que celles, voisines, de la « réserve » du phloème. Ces futures initiales se divisent de manière péricline presque aussi souvent que transversalement, à l'opposé des autres cellules du faisceau. Ces cloisonnements tangentiels contribuent pour une part à la formation du

xylème, mais n'interviennent pas dans celle du phloème avant la fin de l'élongation.

L'évolution des futures cellules cambiales est lente. Leur longueur s'accroît progressivement et, en même temps, leur noyau s'allonge. Les plastes qui pouvaient exister au moment de la formation des cellules procambiales régressent à l'état de proplastes et le chondriome demeure court. Ces cellules n'acquièrent leur aspect fusiforme caractéristique qu'à la fin de la croissance en longueur de l'entrenœud. Elles ont à ce moment 200 μ environ, c'est-à-dire à peu près les deux tiers de leur taille adulte. Elles continuent de s'accroître après l'arrêt de l'élongation de l'entrenœud et deviennent semblables à celles des rameaux plus âgés en 15 à 30 jours.

B. — LES INITIALES RADIALES

Leur origine est double, comme on le sait depuis déjà longtemps. Certaines proviennent du parenchyme interfasciculaire. Ce sont des cellules qui évoluent moins rapidement que celles de la moelle et de l'écorce. Elles demeurent assez semblables pendant presque toute la durée de la croissance en longueur de l'entrenœud; elles restent de plus petite taille que les cellules du parenchyme voisin mais bien vacuolisées; le chondriome y est plutôt court et les plastes sont bien différenciés. Leur transformation en initiales courtes est marquée par une régression partielle de ces plastes et par l'apparition de cloisonnements périclines. Cette transformation se produit à la fin de l'élongation. Jusqu'à ce moment, ces cellules ont une évolution très lente : une certaine différenciation en parenchyme a lieu au moment de la formation des cordons procambiaux et elles demeurent pendant quelque temps dans un état semi-méristématique, puis se différencient légèrement et deviennent ainsi des initiales radiales.

D'autres initiales courtes proviennent des initiales fusiformes par cloisonnement transversal, suivi d'une transformation de leurs proplastes en petits plastes chlorophylliens. Ces initiales radiales intrafasciculaires ne se forment que très tardivement, quelques-unes tout à la fin de la période d'élongation et le plus grand nombre après l'arrêt de celle-ci.

4° Le xylème.

Les premières trachéides annelées ou spiralées apparaissent très tôt, en même temps que les premiers tubes criblés, mais il ne se forme pas de sitôt d'autres éléments lignifiés. Les futurs vaisseaux du métaxylème se différencient progressivement soit par cloisonnement des cellules voisines du pôle vasculaire, soit, plutôt, par division des

cellules provenant de la future zone cambiale. L'évolution de ces vaisseaux est marquée par l'élongation et l'élargissement des cellules, par leur vacuolisation précoce. Le chondriome reste punctiforme, les plastes qui pouvaient exister régressent, puis les noyaux dégénèrent lentement par gonflement et déchromatinisation comme dans les fibres. Les vaisseaux du métaxylème primaire qui arrivent à maturité lorsque l'élongation a cessé, sont ponctués. Il semble que quelques éléments à ornementation spiralée très serrée ou rayée puissent se différencier un peu avant la fin de la croissance en longueur, alors que les mitoses transversales sont encore fréquentes dans l'écorce et dans la moelle. Mais il s'écoule un temps assez long (une quinzaine de jours) entre la différenciation des premières trachéides et celle de ces éléments à ornementation spiralée ou rayée. La maturation de ces derniers est au contraire suivie de très près par celle des premiers vaisseaux ponctués. La différenciation du parenchyme vasculaire ne présente aucune particularité remarquable; la lignification des membranes suit de près celle des vaisseaux ponctués.

Dans cette étude de l'évolution des cordons procambiaux, nous nous sommes volontairement limitée à leur partie caulinaire. En effet, les faisceaux foliaires sont moins intéressants au point de vue de l'ontogénie du cambium, car ce n'est qu'à la base du pétiole, chez le *Sycamore*, que se différencient quelques initiales cambiales reconnaissables. Dans la majeure partie du pétiole et dans le limbe, tout le cordon se transforme en tissu conducteur, phloème ou xylème.

TROISIÈME PARTIE

CONSIDÉRATIONS GÉNÉRALES

Les recherches que nous avons effectuées sur le Sycomore nous ont permis de préciser l'origine et le fonctionnement de la zone cambiale. Nous avons pu montrer, en outre, l'existence de modifications cytologiques et histochimiques importantes au cours du cycle annuel, aussi bien au niveau du cambium et de ses dérivées que dans les bourgeons. Ces variations saisonnières se font de manière à peu près parallèle dans les bourgeons et dans le cambium et se trouvent résumées par le tableau XII, p. 428.

I. — L'ORIGINE DU CAMBIUM, PROBLÈME DES STRUCTURES PRIMAIRES ET SECONDAIRES

1° Relations entre le procambium et le méristème apical; la question du prodesmogène.

Chez le Sycomore, le procambium est reconnaissable sous forme de cordons distincts au-dessous et même au niveau de l'anneau initial. Cette apparition très précoce est en accord avec les observations d'ESAU (1942), de MAC GAHAN (1955), de DE SLOOVER (1958) sur d'autres espèces. Il n'existe donc pas chez ces plantes de cylindre procambial continu comme l'ont décrit KOSTYSTCHEW (1924) et PRIESTLEY (1929). Il n'existe pas non plus d'anneau méristématique isolé passivement par la parenchymatisation des tissus voisins, reliant le méristème apical et le procambium et correspondant, par conséquent, au prodesmogène de LOUIS (1935), ou au « *Meristemring* » de HELM (1937). Les cellules situées entre les cordons se différencient moins vite que leurs voisines de la moelle ou de l'écorce. On peut les considérer, ainsi que le suggère DE SLOOVER, comme un « méristème résiduel », en reprenant l'expression de KAPLAN (1937). Ce terme nous semble préférable à ceux de « prodesmogène » ou « d'anneau méristématique », car il ne

présume ni de la forme de ce méristème, ni de l'aspect de ses cellules; il peut, par suite, convenir à toutes les plantes. Suivant les espèces, ce « méristème résiduel » peut être hétérogène ou homogène. Dans ce dernier cas, les cordons procambiaux se différencieraient ultérieurement au sein de ce méristème. Dans le premier cas, il serait formé dès son origine par des cordons procambiaux distincts unis par des arcs de cellules semi-méristématiques, comme le suggèrent DE SLOOVER (1958) et ESAU (1960). C'est cette disposition que l'on observe chez le Sycomore. Cependant, il faut remarquer que, dans cette espèce, la formation des cordons procambiaux destinés aux feuilles suivantes implique une certaine dédifférenciation des cellules « résiduelles ». Leur teneur en ARN augmente, leurs plastes régressent et leurs vacuoles tendent à se diviser et à diminuer de volume.

2° *Rapports entre l'initiation de la feuille et celle du procambium.*

Nous avons montré que, chez le Sycomore, le procambium s'initiait à la base de l'anneau initial en même temps que la feuille à laquelle il correspond; il précède donc la surrection du primordium. A ce moment, l'ensemble du cordon procambial est visible sur une hauteur de trois entrenœuds entre le jeune initium et le point où se fait le raccord avec les cordons des deux paires de feuilles précédentes. Au-dessous du nœud n-3, les cordons procambiaux destinés à la paire de rang n sont impossibles à reconnaître.

Suivant les plantes étudiées et suivant les auteurs, le procambium semble apparaître de façon plus ou moins précoce par rapport à l'initiation foliaire. En particulier, STERLING (1947), chez le *Pseudotsuga*, et DE SLOOVER (1958), chez diverses espèces, se disent capables de déceler le procambium destiné à une feuille bien avant son initiation, ce que nous n'avons jamais pu faire chez le Sycomore. STERLING pense pouvoir reconnaître le procambium de 7 à 8 feuilles à venir, mais sa figure montre ce procambium en relation avec des divisions périclinales des deux assises superficielles de l'apex qui sont vraisemblablement des mitoses d'initiation. Les cas d'apparition précoce du procambium dans l'apex, décrits par GUNCKEL et WETMORE (1946) et par CRAFTS (1943), semblent également en liaison avec des cloisonnements périclinales d'initiation sous-épidermiques, tout au moins sur les figures que donnent ces auteurs. Les observations de DE SLOOVER nous semblent par contre plus précises, car c'est dans les entrenœuds déjà formés qu'il montre les traces des feuilles à venir.

La rapidité de formation du cordon procambial chez le Sycomore rend malaisée la recherche du sens dans lequel il progresse. Mais en aucun cas, nous n'avons observé de foyers diffus de différenciation comme BERSILLON sur les Papavéracées (1955). Jamais, non plus, nous n'avons vu, comme BALL (1949) sur le Lupin, de procambium « sus-

pendu » qui ne soit pas relié par des traces obliques à des cordons ou des faisceaux préexistants; jamais nous n'avons donc eu de preuves d'une propagation basipète. Toutes nos observations sont en faveur d'une différenciation acropète, et en ceci nous rejoignons la grande majorité des botanistes qui ont étudié ce processus.

De nombreux auteurs ont envisagé les rapports entre l'apparition d'une feuille et celle de son procambium d'un point de vue physiologique, et ont posé le problème de savoir lequel de ces deux phénomènes déterminait l'autre. CRAFTS (1943) considère en particulier le rôle que peut jouer le procambium dans la nutrition de l'apex. Mais jusqu'ici, aucune expérience précise n'est venue apporter de lumière sur ce problème.

3° *Evolution des cordons procambiaux : le cambium intrafasciculaire.*

A. — MOMENT ET SENS DE LA DIFFÉRENCIATION DES PREMIERS ÉLÉMENTS CONDUCTEURS

Les premiers éléments conducteurs, aussi bien vasculaires que criblés, apparaissent, chez le Sycomore, après une durée égale à deux plastochrones, comptés à partir de l'initiation, pour les feuilles formées au printemps et les premières paires d'écaillés. Cette différenciation est plus tardive pour les dernières paires d'écaillés et ne se produit pas avant le printemps suivant pour les feuilles initiées en été. Nous retrouvons là un fait signalé par STERLING (1947) à propos de la différenciation vasculaire dans les bourgeons de *Pseudotsuga*. Il existe donc une relation entre la différenciation vasculaire et l'activité saisonnière.

La formation des premiers tubes criblés ou des éléments du protoxylème est très rapide. Elle semble simultanée dans tout le futur pétiole et les deux entrenœuds sous-jacents. L'obliquité des cordons dans l'entrenœud inférieur ne nous a pas permis de suivre avec certitude le sens de la différenciation à ce niveau.

B. — ÉVOLUTION DES FAISCEAUX

Chez le Sycomore, les jeunes faisceaux constitués par la différenciation des premiers éléments conducteurs dans les cordons procambiaux montrent un accroissement diamétral important, mais c'est surtout leur croissance en longueur qui est considérable. En effet cette longueur, pour le troisième entrenœud par exemple, passe de 0,1 à 15 cm en 21 jours. A partir du débourrage, l'accroissement moyen de taille de cet entrenœud est de 1 cm par jour, comme le montre la comparaison des tiges 11 et 17 du tableau VIII, p. 390. Il est produit par l'élon-

gation des cellules elles-mêmes, mais aussi par des cloisonnements transversaux intensifs. Aussi, pendant presque toute la durée de la croissance de la tige, les mitoses transversales sont-elles prédominantes. Une elongation active du procambium a donc lieu, en particulier au moment du débouillage. Elle n'est pas passive comme dans le *Pseudotsuga* étudié par STERLING (1947).

Dès la formation des faisceaux, il est possible de reconnaître les principaux tissus qui vont être mis en place (fig. 80) :

a) A l'extérieur, les futures fibres « péricycliques » (fig. 80, 1) se différencient à partir de cellules procambiales, bien qu'un certain nombre de cellules internes de l'écorce puissent s'adjoindre à elles. Elles suivent une évolution parallèle à celle des faisceaux et peuvent donc être considérées comme appartenant réellement au faisceau et non à l'écorce. En ceci, nous rejoignons les conclusions des recherches effectuées par ESAU sur le Lin (1943 a). Au cours de la croissance de l'entre-nœud, les futures fibres péricycliques se multiplient par cloisonnements transversaux et tangentiels et s'allongent assez rapidement. Leur vacuolisation est précoce, mais la dégénérescence de leurs noyaux est tardive. Elle est caractérisée par une augmentation du volume nucléaire et une déchromatinisation. Leur chondriome demeure à peu près punctiforme pendant toute cette évolution.

b) Le phloème est reconnaissable très tôt à la suite de la formation des premiers tubes criblés (fig. 80, 2). Dès le début, ces tubes criblés sont associés à des cellules compagnes (fig. 66, p. 392). A mesure que se fait la croissance en longueur, de nouveaux tubes criblés se différencient et deviennent fonctionnels. L'augmentation de volume du massif phloémien et la production de tubes criblés sont assurées par la multiplication intensive *en tous sens* de petites cellules qui demeurent longtemps méristématiques et qui se trouvent sur la face interne du phloème (fig. 80, 3). La différenciation des tubes criblés et de leurs cellules-compagnes ressemble à celle qui a été décrite par SALMON (1946) chez diverses plantes, quoique les inclusions phospholipidiques soient peu nettes. La dégénérescence nucléaire est de type pycnotique; nous avons vu qu'il en est de même dans le phloème secondaire du Sycomore. L'évolution du parenchyme criblé est banale.

c) Un très petit nombre de trachéides annelées, parfois une ou deux seulement, apparaissent très tôt dans les faisceaux, mais il ne s'en forme en général pas d'autres avant la fin de l'elongation. Les cellules adjacentes se différencient en parenchyme vasculaire (fig. 80, 6). Les cellules conductrices qui naîtront ensuite, proviendront de cloisonnements tangentiels répétés des cellules de la future zone cambiale. Le xylème encore immature (fig. 80, 5) paraît donc formé d'éléments alignés, mais nous verrons plus loin qu'on ne peut le considérer comme secondaire, car le cambium n'est pas encore établi. Les futurs vaisseaux se différencient lentement; ils grossissent et leurs noyaux présentent tous les stades de dégénérescence par gonflement et déchromatinisation. Les cellules voisines évoluent rapidement en parenchyme.

La lignification du xylème se produit en même temps que celle des fibres et marque la fin de la croissance en longueur. Elle paraît se faire dans le sens acropète, du moins entre les nœuds.

d) La région du jeune faisceau située entre le phloème et le xylème (fig. 80, 4) donne déjà naissance, par cloisonnements périclinales, à du tissu vasculaire : elle présente ainsi les caractères d'un cambium; mais elle n'est encore constituée que de cellules procambiales privilégiées, les cellules-mères du xylème et du cambium, car la différenciation des vraies initiales cambiales n'a lieu qu'à la fin de la croissance en longueur. A ce moment, les membranes terminales, qui étaient transversales, deviennent obliques et les cellules prennent l'aspect fusi-

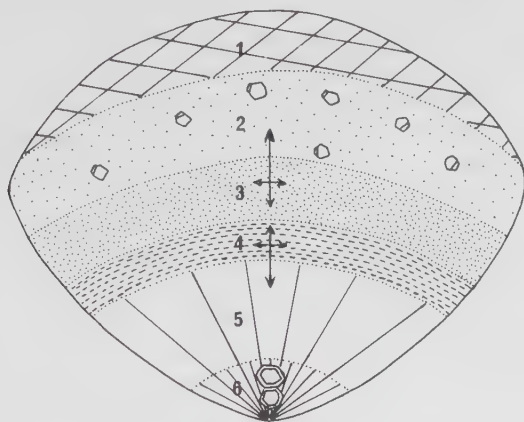


FIG. 80. — Schéma d'un jeune faisceau en cours d'évolution.

1. Futures fibres péricycliques.
2. Phloème différencié contenant des tubes criblés.
3. Zone méristématique engendrant le phloème : cellules mères du phloème.
4. Future zone cambiale : à ce stade de l'ontogénèse, ces cellules ne donnent naissance qu'au cambium et au xylème primaire.
5. Xylème en voie de différenciation où se forment de gros vaisseaux.
6. Protoxylème : parenchyme vasculaire et trachéides annelées ou spiralées.

forme caractéristique des initiales cambiales. Quelques-unes d'entre elles se recloisonnent transversalement et donnent naissance aux premières initiales radiales.

L'évolution des futures cellules cambiales est lente. Leur élongation est progressive. Elles conservent une assez forte teneur en ARN, mais moins importante que celle des cellules-mères du phloème; leur chondriome demeure court et les proplastides peu discernables.

Lorsque l'élongation de l'entrenœud est achevée, la zone cambiale évolue encore : les initiales fusiformes continuent à croître pendant quelque temps et un grand nombre d'entre elles se cloisonnent transversalement et se transforment en initiales courtes. En même temps, le cambium se propage dans la zone interfasciculaire.

L'importance des cloisonnements transversaux et la grande précocité de la différenciation du phloème et du xylème par rapport à celle du cambium distinguent l'évolution des cordons procambiaux du Sycomore de celle du Séquoia décrite par STERLING (1946) d'un point de vue purement histologique.

4° *Le cambium interfasciculaire.*

Les zones interfasciculaires du Sycomore sont réduites à des bandes de deux à trois cellules de largeur. Ces cellules se différencient en parenchyme, mais beaucoup plus lentement que celles de la moelle ou de l'écorce. Elles conservent une petite taille et leurs plastes sont peu volumineux. Vers la fin de l'élongation, elles commencent à se diviser tangentiellement, fonctionnant ainsi comme des initiales radiales dont elles ont à peu près tous les caractères. C'est à peine si l'on constate une légère régression de leurs plastes. Ce n'est qu'après l'arrêt de l'allongement que la croissance intrusive des initiales fusiformes découpe les bandes d'initiales radiales interfasciculaires en petits amas lenticulaires. Les zones interfasciculaires deviennent donc méconnaissables en vue tangentielle.

Nous sommes entièrement en accord avec les idées exprimées par ESAU (1953) lorsqu'elle écrit à ce propos : « L'origine du cambium interfasciculaire dans le parenchyme interfasciculaire plus ou moins vacuolisé résulte d'une reprise de l'activité méristématique par un tissu potentiellement méristématique. Généralement, aucun changement cytologique notable n'accompagne ce retour à l'activité méristématique. Si les aires interfasciculaires sont relativement larges, les premières divisions initiant le cambium dans ces zones se produisent près des faisceaux en continuité avec le cambium fasciculaire. » L'étroitesse de la zone interfasciculaire du Sycomore ne permet pas de mettre en évidence ce dernier caractère, mais nous l'avons nous-même constaté fréquemment chez de nombreuses espèces.

Chez certaines plantes, les zones interfasciculaires composées uniquement d'initiales courtes ne sont pas disséquées par la croissance des initiales fusiformes et restent bien distinctes sur toute la longueur de l'entre-nœud. Tel est le cas de la Clématite par exemple.

Les observations que nous avons pu faire sur diverses espèces nous donnent à penser que la zone interfasciculaire n'évolue pas toujours uniquement en initiales radiales. Ceci est difficile à voir chez le Sycomore, mais nous a frappée particulièrement chez diverses Papilionacées comme le *Vicia faba*, ou certaines Labiées telles que le *Teucrium scorodonia* ou le *Lycopus europeus* : chez ces plantes, les zones interfasciculaires sont larges et donnent naissance à la fois à des initiales radiales et à des initiales fusiformes. Une telle évolution de la zone interfasciculaire est également décrite par STERLING (1946) chez le Séquoia. Dans ce cas, la formation d'initiales fusiformes à partir des

cellules du parenchyme interfasciculaire implique une dédifférenciation assez importante, à l'opposé de ce qui a lieu chez le Sycomore où l'apparition d'initiales courtes, toujours moins méristématiques que les initiales fusiformes, se fait sans modifications cytologiques importantes. De nouveaux travaux sont donc nécessaires pour que l'on possède vraiment une vue d'ensemble précise sur les divers modes de formation du cambium interfasciculaire.

5° Le problème de la délimitation des tissus primaires et secondaires.

Classiquement, les tissus conducteurs primaires sont ceux qui dérivent du procambium, tandis que les tissus secondaires proviennent du cambium. Mais, dans la plupart des cas, on se borne à caractériser anatomiquement le cambium par ses cloisonnements périclines et la disposition radiale de ses dérivées. Or, les divisions tangentielles existent déjà, nous l'avons vu, dans le procambium. Dans ce cas, la question se pose de savoir où placer la limite entre tissus primaires et secondaires.

PRIESTLEY (1929) admet que le rôle du procambium est limité et que le cambium fonctionne de façon très précoce. Il considère même que les éléments annelés et spiralés du protoxylème, qui dérivent parfois de cloisonnements périclines des cellules procambiales, seraient secondaires. D'après lui, beaucoup de Dicotylédones n'auraient que du xylème secondaire, le protophloème seul étant primaire. Cette hypothèse aboutit à un illogisme : dans la racine, le xylème primaire, facilement défini par sa différenciation centripète, est souvent aligné.

GUSTIN et DE SLOOVER (1955), à la suite d'ESAU (1938, 1943, 1953 et 1954), s'élèvent contre cette interprétation qui conduit à des confusions de termes. Ils mettent l'accent sur les critères distinctifs entre procambium et cambium. Parmi ces critères, il nous semble fondamental de souligner la différence de structure qui existe entre le procambium homogène et le cambium qui est hétérogène, formé d'initiales fusiformes et d'initiales radiales.

BOND (1942) reconnaît la valeur des critères d'ESAU, mais discerne cependant chez le Thé l'existence d'un cambium vrai avant la fin de l'élongation, bien que ses photographies de coupes tangentielles ne soient pas entièrement convaincantes à nos yeux. Il considère que le passage procambium-cambium qui, pour lui, repose sur une distinction purement anatomique ne se confond pas avec le passage primaire-secondaire, marqué par la fin de l'élongation, et qui repose donc sur un critère ontogénique. Pour lui, le procambium donnerait uniquement le protophloème et le protoxylème, le cambium produisant le métaphloème et le métaxylème. Cette interprétation a l'inconvénient de ne pouvoir s'adapter aux Monocotylédones.

De toute manière, nous avons vu qu'il est impossible, sur les coupes transversales seules, de tracer une limite certaine entre tissus primaires et secondaires. Il est indispensable de suivre l'évolution d'une plante avant de pouvoir trancher la question. D'après nos propres observations, il nous semble que l'on puisse appeler primaires tous les tissus formés aux dépens du procambium, avant que se soit différencié un cambium caractérisé par deux sortes d'initiales. Cela revient pratiquement à dire que le parenchyme horizontal n'existe que dans les seuls tissus secondaires. Chez le Sycomore, les tissus secondaires ne seraient donc initiés, à peu de chose près, qu'à la fin de la croissance en longueur.

Le métaxylème primaire et le cambium sont cependant étroitement associés, car ils dérivent des mêmes cellules-mères; mais la différenciation de ces cellules donne naissance à deux tissus individualisés. Le cambium n'est pas un simple résidu du cordon procambial épargné par la différenciation du xylème et du phloème. C'est un véritable tissu mis en place à partir du procambium, comme les tissus conducteurs ou les fibres « péricycliques », à la suite de processus de croissance et de prolifération.

En ce qui concerne le phloème, la distinction entre tissus primaires et secondaires est plus aisée. Nous avons, en effet observé, chez le Sycomore, une totale indépendance du massif phloémien primaire par rapport au futur cambium. Le phloème, contrairement au xylème, possède sa réserve de cellules méristématiques. Il est frappant de remarquer que les cloisonnements périclines ont lieu à la limite du massif criblé. C'est aussi à la limite du phloème qu'apparaissent les premières divisions lors de la reprise de l'activité cambiale au printemps. Dans de très nombreuses plantes à phloème médullaire, un cambium peut prendre naissance, aux dépens de cellules de la moelle, en bordure ou autour du cordon de tissu criblé. Au contraire, nous n'avons presque jamais observé la formation d'un cambium autour de vaisseaux. Ces constatations nous amènent à nous demander si le phloème, par les substances qu'il transporte, ne jouerait pas le rôle d'inducteur de divisions de type cambial, d'une manière plus générale et plus active que le xylème.

II. — L'ACTIVITÉ PROLIFÉRATRICE DU CAMBIUM. RAPPORTS ENTRE SON CYCLE SAISONNIER ET CELUI DES BOURGEONS

1° Fonctionnement de la zone cambiale.

Nous avons montré, grâce à des relevés de mitoses, que l'activité prolifératrice du méristème latéral, chez le Sycomore, n'était pas limitée à une assise initiale unique. Il existe une zone plurisériée dont toutes les cellules sont douées de propriétés de multiplication équivalentes. En période d'activité, les cellules de cette zone sont plus riches en ARN que celles des tissus voisins, en particulier que les dérivées cambiales immatures vers le xylème ou vers le phloème (Pl. II, fig. 1). De plus, toutes les cellules de cette région présentent les mêmes caractères cytologiques (fig. 43, p. 336). Il est donc facile de les reconnaître sur des coupes. Comme nous l'avons déjà fait pressentir (CATESSON, 1962), il existe donc chez le Sycomore, pendant la saison de croissance, *une zone plurisériée dont les cellules paraissent identiques aussi bien au point de vue de leurs caractères cytologiques (vacuoles, chondriome, plastes) ou histochimiques (teneur en ARN, lipides) qu'au point de vue de leurs propriétés de multiplication*. C'est cette zone que nous nommons *cambium* ou *zone cambiale*. Elle est encadrée par des cellules dérivées qui se distinguent du cambium par un début de différenciation se traduisant par un ou plusieurs caractères : la teneur en ARN décroît, la fréquence des mitoses diminue, les chondriosomes s'associent en courtes chaînes, les proplastides augmentent de taille, le diamètre cellulaire s'accroît, les membranes commencent à s'épaissir. Cependant, ces dérivées, même très différenciées, sont encore capables de se diviser de façon péricline (fig. 10, B, p. 276 et 11, p. 277).

Les différences nettes entre ce que nous appelons la zone cambiale et les cellules qui en dérivent, ainsi que la présence de mitoses dans des dérivées déjà très évoluées, expliquent pourquoi il nous semble difficile d'appliquer le terme de « cambium » à toute la région de la tige où existent les divisions comme le font certains auteurs (PRIESTLEY, 1930; BANNAN, 1955; WILSON, 1964), sans s'être assuré au préalable de l'identité des cellules qui constituent cette région. Comme le dit BAILEY (*in* WILSON, 1964), les dérivées des initiales ne perdent pas immédiatement leur pouvoir de division, et la présence de mitoses dans une large zone ne permet pas de conclure que toute cette zone est vraiment le cambium. SRIVASTAVA (*in* WILSON, 1964) suggère, à juste titre il nous semble, que la zone cambiale se trouve là où les cellules situées au centre d'une rangée radiale se divisent le plus fréquemment.

Mais, d'autre part, aucun critère histologique, cytologique ou histo-chimique ne nous a permis de discerner, à l'intérieur du cambium, une

TABLEAU XII. — COMPARAISON DES TRANSFORMATIONS SAISONNIÈRES

DATES	CAMBIUM						
	<i>Amidon (dans les initiales radiales)</i>	<i>Lipides</i>	<i>Teneur en eau poids sec</i>	<i>Pression osmotique (en atm.)</i>	<i>Cyclose</i>	<i>Vacuoles</i>	<i>Chondriom</i>
Janvier.	+	++	120 %	34/36	0	Nombreuses, globuleuses.	Punctiform
Février.	+	++	130 %	27/33	±	Myéliniformes.	Punctiform
Mars, 1 ^{re} quinzaine.	+	++	140 %	24/27	+	Myéliniformes, ± gonflées.	Chaînes courtes.
Mars, 2 ^e quinzaine.	# 0	++	160 %	24	+	1 seule gonflée.	Chaînes.
Fin mars, début avril.	0	+	200 %	12/24	+	1 seule.	Fragmentati des chaînes
Avril.	0	±	190 %	12	+	1 seule.	Punctiform
Mai.	0	±	190 %	12	+	1 seule.	Punctiform
Juin.	0	±	190 %	12/15	+	1 seule.	Punctiform
Juillet.	# 0	+	180 %	15/18	+	1 seule.	Chaînes courtes.
Août.	# 0	++	150 %	18/20	+	1 seule.	Chaînes.
Septembre.	+	++	120 %	20/23	+	Plusieurs.	Chaînes.
Octobre.	+	++	115 %	23/27	±	Plusieurs, myéliniformes.	Fragmentati des chaînes
Novembre.	+	++	130 %	27/30	0	Nombreuses, globuleuses.	± punctiform
Décembre.	+	++	150 %	30/34	0	Nombreuses, globuleuses.	Punctiform

DES CELLULES DU CAMBIUM ET DE CELLES DES POINTS VÉGÉTATIFS

<i>Diamètre des nucléoles (init. fusif.)</i>	ARN	<i>Mitoses</i>	<i>Glissement de l'écorce</i>	POINTS VÉGÉTATIFS			
				<i>Activité apicale</i>	ARN (dans l'anneau initial)	<i>Lipides</i>	<i>Amidon</i>
2 μ	+	0	0	0	+	++	++
2 μ	+	0	0	Mitoses.	+	++	++
3 μ	+	0 (dans le phloème : $\pm$)	0	Initiation des feuilles.	+++	++	++
3,5 μ	+	Rares.	$\pm$	Initiation des feuilles.	+++	++	++
3,5 μ	++	+	+	Allongement du bourgeon.	+++	+	++
3,5 μ	+++	+++	++	Débourrage.	+++	+	+
3,5 μ	+++	++++	++	Fin de l'initiation des feuilles, début des écailles.	+++	# 0	0
3,5 μ	+++	+++	++	Initiation des écailles.	+++	+	+
2 μ	++	++	+	Initiation des feuilles estivales.	+++	+	+
2 μ	+	+	0	Initiation des feuilles estivales.	++	+	+
2 μ	+	$\pm$	0	Fin de l'initiation foliaire.	++	+	+
2 μ	+	0	0	Mitoses nombreuses.	+	++	++
2 μ	+	0	0	Mitoses.	+	++	++
2 μ	+	0	0	Mitoses rares.	+	++	++

initiale unique pour chaque rangée radiale de cellules. ESAU (*in* WILSON, 1964) propose de n'utiliser ce terme d'initiale cambiale qu'en parlant de son aspect théorique, c'est-à-dire qu'il ne se trouve qu'une cellule capable de donner naissance à des dérivées dans les deux directions, vers le phloème et vers le xylème. Une telle cellule privilégiée existe peut-être, au moins chez les plantes à croissance lente, mais sa persistance au cours de la vie du végétal nous paraît assez peu compatible avec la présence, encore fréquente, de divisions périclinales simultanées des quatre à six cellules cambiales contiguës d'une même rangée radiale.

L'accroissement en diamètre de la zone cambiale se fait par des cloisonnements anticlines presque verticaux. Bien que chez le *Sycamore* le cambium ne soit pas étagé, les initiales fusiformes sont assez courtes et les nouvelles cloisons radiales sont presque parallèles à celles des cellules-mères. Dans les tiges jeunes, la majorité des divisions anticlines se produit pendant la seconde partie de la saison de croissance. Leur fréquence absolue est maximale en juin où elles sont présentes dans 1 % des initiales fusiformes, puis elle diminue progressivement, mais moins vite que pour les autres types de cloisonnements et, par conséquent, leur fréquence relative augmente : elles représentent plus de 50 % des mitoses en août et en septembre. BANNAN (1951 *b* et 1955) remarque, chez certaines *Gymnospermes*, que la majeure partie des divisions anticlines se produit aussi à la fin de la période de croissance, mais ce même auteur constate que les mitoses anticlines ont à peu près la même fréquence pendant toute la saison de prolifération chez les arbres qui s'accroissent très vite. NEWMANN (1956) n'observe pas de période privilégiée pour les cloisonnements anticlines. Cependant, EVERT (1961 à 1963) retrouve une prédominance des mitoses anticlines en été chez le Poirier et le Pommier.

Le taux relativement élevé des mitoses anticlines dans les initiales fusiformes est sans doute supérieur à celui qui est strictement nécessaire à l'accroissement de la circonférence cambiale. Le surplus doit servir à compenser les pertes inévitables d'initiales fusiformes, comme l'ont fait justement remarquer BANNAN (1950 *a* et *b*, 1951 *a* et *b*, 1953, 1960 *b*) et BANNAN et BAYLY (1956). Bien que les méthodes que nous avons employées pour étudier l'activité cambiale ne nous aient pas permis de vérifier les pertes d'initiales fusiformes par différenciation, nous avons pu constater qu'un certain nombre de ces initiales étaient « perdues » à la suite de leur transformation en initiales radiales.

Dans ces dernières, le taux relatif des mitoses anticlines est également beaucoup plus élevé en fin de saison (près de 40 % des mitoses en juillet). Ces divisions contribuent très largement à l'augmentation du diamètre cambial, fait qui n'a guère été mis en relief jusqu'ici, sauf par EVERT (1961) chez le Poirier. L'élargissement des rayons cambiaux entraîne une disposition moins régulière des initiales fusiformes. Les relations des initiales les unes par rapport aux autres se trouvent ainsi modifiées et de nombreux réajustements doivent se produire entre

cellules voisines. Les remaniements continuels provoqués par le rythme rapide des divisions impliquent une grande plasticité des éléments cambiaux comme l'ont fortement souligné BARGHOORN (1940), BANNAN (1950 à 1960) et EVERT (1961, 1963). Cette plasticité est sûrement bien plus grande que ne le supposait PRIESTLEY (1930) lorsqu'il proposait d'expliquer l'accroissement en diamètre du cambium par des remaniements localisés, constituant une croissance « symplastique ». L'échelle à laquelle se font tous ces réajustements cellulaires concorde mieux avec la théorie de la croissance intrusive. Il est possible que l'un et l'autre mode de croissance interviennent. HUBER (1952) suggère que la plasticité du cambium et le renouvellement continu de ses éléments sont les manifestations d'un rajeunissement interne qui permet à certains arbres d'atteindre un très grand âge.

*2° Périodicité de l'activité prolifératrice
dans les méristèmes primaires et secondaires.
Influence des auxines.*

Chez le Sycomore, les divisions reprennent au printemps d'abord dans les jeunes ébauches des bourgeons. De là, elles gagnent, au début de mars, l'anneau initial ainsi que le phloème le plus récent des jeunes rameaux. Tandis que les mitoses se succèdent à un rythme rapide dans tout l'apex, elles demeurent assez rares dans les rameaux et se limitent au phloème peu différencié formé à la fin de la saison de croissance précédente. A cette époque, la pression osmotique des cellules cambiales reste stationnaire aux environs de 22 à 24 atmosphères. Vers la deuxième quinzaine de mars, la pression osmotique diminue brusquement jusqu'à 12 atmosphères et, simultanément, les initiales augmentent d'épaisseur (elles semblent se « gonfler »); c'est précisément à ce moment que les divisions gagnent le cambium. Elles y sont assez peu nombreuses pour commencer, mais leur rythme augmente rapidement. Le maximum de fréquence des mitoses dans le cambium, aussi bien que dans ses dérivées xylémiennes, se produit en mai. Au contraire, dans les dérivées phloémiennes des initiales fusiformes, on constate deux périodes où les divisions sont plus nombreuses, l'une en avril, l'autre en juin. Dès le mois de juillet, en même temps que la pression osmotique commence à croître de nouveau, l'activité prolifératrice se réduit considérablement. Elle cesse d'abord en août dans les dérivées vers le xylème, tout le bois nommé improprement « bois d'automne » étant pratiquement différencié à ce moment-là. Les mitoses s'espacent de plus en plus dans le cambium, mais elles persistent dans le phloème jusque vers la fin de septembre, époque où la pression osmotique atteint à nouveau 24 atmosphères environ, c'est-à-dire la même valeur qu'au moment de la reprise des divisions au printemps.

Dans les rayons, l'activité prolifératrice est toujours beaucoup plus grande parmi les cellules cambiales que dans leurs dérivées. Elle débute vers la mi-mars et s'éteint vers la mi-août.

Au moment où les divisions cessent dans la zone cambiale, les dernières paires d'ébauches foliaires s'initient dans les bourgeons. Les mitoses y sont encore nombreuses en octobre; elles persistent dans l'apex et les plus jeunes ébauches jusque vers la mi-décembre. L'activité apicale se poursuit donc pendant près de trois mois après l'arrêt de l'activité cambiale. Au contraire de ce qui se passe au printemps où la reprise des divisions apicales précède et peut-être même induit le « réveil » du cambium, en automne l'arrêt de la prolifération cambiale se produit bien avant que les bourgeons n'entrent en repos.

La différence que nous constatons entre la reprise et l'arrêt de l'activité des apex et du cambium nous semble pouvoir s'expliquer par l'influence respective des auxines et des inhibiteurs de croissance, qui ont été en particulier étudiés chez le Sycomore par WAREING et ses collaborateurs.

De nombreux auteurs (SÖDING, 1940; GOUWENTAK, 1941; WAREING, 1951 *a*) ont montré que la reprise d'activité du cambium était sous l'étroite dépendance des auxines élaborées par les bourgeons. Ce n'est que plus tard en saison, que le cambium lui-même redevient capable de synthétiser de l'auxine (SÖDING, 1937, 1940; GÜNCKEL et THIMANN, 1949; WAREING, 1951 *a* et *b*). Il semblerait donc que, chez le Sycomore, les auxines produites par les bourgeons descendraient naturellement par le phloème qu'elles réactiveraient d'abord, puis, en gagnant le cambium, elles provoqueraient la reprise des divisions dans les initiales.

Un phénomène analogue paraît avoir lieu chez la Vigne où la réactivation du phloème précède celle du cambium (ESAU, 1948). Cependant, dans d'autres espèces, comme le Poirier (EVERT, 1960), la reprise d'activité est simultanée dans le phloème et le cambium. Les premières divisions peuvent même avoir lieu dans les cellules les plus proches du xylème, ainsi que l'ont constaté BANNAN (1955) et GRILLOS et SMITH (1959) chez diverses Gymnospermes. Le détail du mécanisme de la réactivation cambiale paraît donc encore bien imprécis.

A la fin de la saison de croissance, il est en général admis, depuis les travaux de KRAMER et SILBERSCHMIDT (1946), que le taux d'auxine du cambium diminue lorsque s'établit la dormance. D'autre part, WAREING (1954) et PHILLIPS et WAREING (1958) ont montré, chez le Sycomore justement, qu'un inhibiteur de croissance se formait dans les feuilles en août. Cet inhibiteur produit dans les feuilles serait ensuite transporté dans les apex où il s'accumulerait. Il nous semble que cet inhibiteur pourrait, en atteignant la tige de l'année, arrêter les divisions, puis il gagnerait lentement les bourgeons et y provoquerait un ralentissement puis un arrêt de l'activité. En même temps, il descendrait le long des branches et y ferait cesser les divisions cambiales progressivement du haut en bas de l'arbre. COCKERHAM (1930) a en effet montré que, chez le Sycomore, l'arrêt de l'activité du cambium

commençait dans les rameaux de l'année puis se propageait du haut en bas dans les branches puis dans le tronc.

Une interférence semble se produire dans les rameaux entre la reprise ou l'arrêt de la prolifération cambiale et les variations de la pression osmotique. Nous n'avons généralement pas observé de divisions dans les tiges lorsque la pression osmotique était supérieure à 24 atmosphères. Au printemps, la diminution de la pression osmotique est sans doute liée à l'augmentation de la teneur en eau et à la reprise générale de la circulation de la sève brute. Ces phénomènes expliquent sans doute le « gonflement » apparent des cellules cambiales. Or, COCKERHAM (1930) et ELLIOT (1935) ont montré que, dans les branches âgées, ce gonflement précédait nettement la reprise de l'activité cambiale. Dans les rameaux jeunes, nous-même observons les deux faits simultanément. Si notre suggestion quant à l'origine du « gonflement » cambial est exacte, la divergence entre nos résultats et ceux de COCKERHAM et ELLIOT s'explique facilement : l'augmentation de teneur en eau et la diminution de la pression osmotique semblent à peu près simultanées dans tout l'arbre, tandis que, comme l'a montré WAREING (1951 *b*), la diffusion de l'auxine depuis les bourgeons jusqu'au bas du tronc est très lente chez le Sycomore. Dans les branches âgées, la diminution de la pression osmotique et le « gonflement » cellulaire pourraient ainsi précéder très sensiblement l'arrivée de l'auxine et le renouveau de l'activité.

III. — LES VARIATIONS SAISONNIÈRES CYTOLOGIQUES ET CYTOCHIMIQUES DES BOURGEONS

Pendant toute l'année, le point végétatif du Sycomore présente un anneau initial très riche en ARN et très méristématique. Il est particulièrement net au moment de la formation des feuilles et des écailles et contraste avec une zone apicale peu active et pauvre en ARN. Ce contraste est encore accentué par les différences dans le comportement saisonnier des deux régions (CATESSON, 1964).

En 1954, GIFFORD a insisté sur le fait que nous connaissions encore peu les variations saisonnières des apex, en particulier les modifications structurales qui peuvent les atteindre au cours du cycle annuel. Des changements de taille et de forme des points végétatifs ont été mis en évidence, depuis, chez diverses Gymnospermes par SACHER (1954) et par PARKE (1959), mais ils n'ont pas été retrouvés par TOLBERT (1961) chez l'*Hibiscus syriacus*. CAMEFORT (1956) a également observé des variations dimensionnelles des apex de quelques Gymnospermes entre la période active et la période de repos; de plus, CAMEFORT a mis l'accent sur les modifications cytologiques qui peuvent se produire lors du passage du bourgeon à l'état de repos. Chez le *Cupressus macrocarpa*, où une certaine activité apicale se maintient

tout l'hiver, la structure du point végétatif reste identique toute l'année. Au contraire, chez le *Picea excelsa*, le *Taxus baccata*, le *Ginkgo biloba*, le *Cedrus libani* et le *Pinus silvestris*, le passage à l'état de repos est marqué en général par une augmentation de l'amidon et des lipides de la zone apicale. Dans l'anneau initial, la teneur en ARN diminue tandis que des plastes amylofères se différencient et que les granulations lipidiques deviennent nombreuses. En même temps, le méristème médullaire se réduit à quelques cellules tout en s'enrichissant en amidon.

Chez l'*Acer pseudoplatanus*, nous avons pu observer de légères variations de taille et de forme de l'apex, mais elles semblent liées plutôt à la production d'ébauches de types différents, feuilles ou écailles, qu'à l'activité ou à l'inactivité apicale. Par contre, des modifications histocytologiques très nettes rappellent les observations de CAMEFORT.

En été et en automne, lorsque l'activité prolifératrice se ralentit beaucoup, la teneur du bourgeon en ARN diminue de façon sensible. L'anneau initial demeure cependant un peu plus riche que les territoires voisins, tandis que le méristème médullaire, qui se trouve d'ailleurs réduit à 2 ou 3 assises, ne contient pas plus d'ARN que la zone apicale. En même temps, des lipides s'accumulent dans l'apex, d'abord dans la zone apicale, puis dans le méristème médullaire et la moelle et, enfin, en faible quantité, dans l'anneau initial. L'amidon est présent dans la moelle des bourgeons dès le début de l'été, mais il ne se rencontre dans l'apex qu'à partir du mois de février de l'hiver suivant : il est alors plus abondant dans la zone apicale que dans l'anneau initial. Lorsque la multiplication cellulaire recommence, au début de mars, l'ARN augmente de façon considérable dans l'anneau initial, puis dans le méristème médullaire. Les lipides et l'amidon disparaissent promptement de l'anneau initial et du méristème médullaire. Les plastes régressent presque complètement dans l'anneau, mais demeurent reconnaissables dans le méristème médullaire. Comme le fait remarquer CAMEFORT, une certaine dédifférenciation de ces deux régions a lieu au moment de la reprise d'activité. Les substances de réserves contenues dans la zone apicale sont utilisées plus tard et plus progressivement, au cours des mois d'avril et de mai. L'amidon s'accumule de nouveau dans les territoires apicaux en juin. Ce deuxième maximum, déjà observé par COCKERHAM (1930), dure peu de temps; il semble accompagner la fin de la formation des écailles et le ralentissement de la croissance en longueur. L'antagonisme entre la prolifération (ou la croissance) et l'accumulation d'amidon paraît donc assez rigoureux en période d'activité.

L'anneau initial au repos contient une faible quantité de substances de réserves. C'est surtout la zone apicale qui semble jouer le rôle d'une sorte de tissu à réserves : c'est là que s'accumulent principalement les lipides et l'amidon; c'est dans la zone apicale qu'ils apparaissent en premier et qu'ils persistent le plus longtemps. Lors du fonctionnement végétatif, la zone apicale constitue également une réserve de

cellules, car ses flancs peuvent être entamés par la régénération de l'anneau initial après la surrection d'une paire de primordiums. Le sommet de l'apex et la zone périphérique où se forment les feuilles montrent un comportement différent. Il nous paraît plus important de souligner ces différences que de discuter sur la filiation possible des cellules les unes par rapport aux autres et sur les noms à attribuer à ces deux régions.

Les changements saisonniers que nous avons observés dans les bourgeons de Sycomore s'accompagnent de variations annuelles de la teneur en eau et en substances de croissance, comme l'ont montré PHILIPPS et WAREING (1958). En particulier, la teneur en eau décroît de juin à novembre, reste minimale puis augmente rapidement au cours du mois de février. Inversement, la concentration en « promoteur », que les auteurs assimilent à des sucres, croît d'octobre à janvier pour diminuer brusquement en février. PHILIPPS et WAREING suggèrent que cette diminution brutale serait liée à la reprise d'activité. Or, cette dernière est encore bien discrète en février. Nous nous demandons s'il ne se produirait pas plutôt une polymérisation sur place des sucres en amidon, puisque c'est justement en février qu'augmente la quantité d'amidon contenue dans l'apex. De toute manière, ce problème devrait être étudié à nouveau de façon plus détaillée pour que l'on puisse donner une interprétation correcte des phénomènes observés.

Ces variations de teneur en eau et en substances de réserves produisent vraisemblablement des modifications de la pression osmotique cellulaire, comme c'est le cas dans les bourgeons de Mûrier étudiés par KAWANO, TUZII et HATAKEYAMA (1961); nous n'avons pu le vérifier dans les apex de Sycomore, car la pression osmotique y est difficile à mesurer par la méthode plasmolytique.

Ces divers résultats sur les modifications saisonnières de la physiologie et de la cytochimie des bourgeons sont à rapprocher également des observations de ZELNIKER (1963).

La possibilité pour les bourgeons d'accumuler des substances de réserves variées permet leur reprise de croissance au printemps. Cette faculté détermine peut-être le mode de ramification monopodial ou sympodial. Chez les plantes à croissance monopodiale comme le Sycomore, les points végétatifs terminaux se chargeraient plus facilement de réserves que les bourgeons axillaires. Au contraire, chez les plantes à croissance sympodiale, cette propriété serait inhibée par l'activité des bourgeons latéraux. La nature trophique, au moins en partie, du rôle inhibiteur joué par ces derniers a été suggérée par CODACCIONI (1962 et 1963) à la suite de ses expériences sur le Châtaignier.

IV. — MODIFICATIONS CYTOLOGIQUES ANNUELLES
ET VARIATIONS DES CARACTÈRES PHYSICO-CHIMIQUES
DES CELLULES CAMBIALES

1° Variations de la pression osmotique.

D'importantes variations saisonnières de la pression osmotique se produisent dans le cambium du Sycomore (fig. 23, p. 298). En avril, mai et juin, cette pression osmotique est voisine de 12 atmosphères. Elle augmente lentement de juillet à janvier, époque où elle atteint une valeur maximale de 36 atmosphères en moyenne, soit trois fois plus élevée que celle du printemps. En février et mars, se produit une chute brusque de la pression osmotique qui, en moins de deux mois, revient à sa valeur minimale. Les autres tissus de la tige présentent des variations analogues (fig. 24, p. 300), mais un peu moins marquées; en effet, le cambium possède, en hiver, une pression osmotique plus élevée que celle des tissus voisins. En particulier, cette pression décroît depuis le cambium jusqu'à l'écorce.

Une augmentation hivernale de la pression osmotique a déjà été observée par LEVITT et SCARTH (1936) dans l'écorce de plusieurs arbres et par CURRIER, ESAU et CHEADLE (1955) dans le phloème de la Vigne. Des résultats analogues ont été également obtenus pour les aiguilles de Gymnospermes par GAIL (1926), par GAIL et CONE (1929) et par SCHMUCKER (1962), ainsi que pour des feuilles d'autres arbres par KOSINKA (1962).

Nous nous sommes demandé quelle était l'origine de ces variations. En particulier, nous avons cherché à savoir comment évoluait, au cours d'une année, la teneur en eau du cambium et des tissus voisins. Nous avons alors observé deux maximums, l'un très important au printemps, l'autre plus discret en décembre, séparés par deux minimums à peu près de même valeur, l'un en septembre-octobre, l'autre en janvier (fig. 25, p. 303). Ces résultats sont en accord avec ceux qu'a obtenus GIBBS (1939, 1957) sur de nombreuses espèces forestières, mais en contradiction avec les observations d'ENGELHARD et LOMASSON (1960). Peut-être cette divergence est-elle due, comme le suggèrent ces auteurs, à des différences climatiques et écologiques.

Les variations saisonnières de la pression osmotique et de la teneur en eau ne sont donc pas cohérentes. Nous avons suggéré, pour expliquer l'accroissement hivernal de la pression osmotique, un accroissement du taux des substances dissoutes dans les vacuoles, en particulier des sucres; l'augmentation de la teneur en sucres des plantes pendant la saison froide est en effet un phénomène bien connu (SIMINOVITCH et BRIGGS, 1949; PISEK, 1950; LEVITT, 1956; PARKER, 1959 et 1963). Jusqu'ici cependant, nous n'avons pas encore pu vérifier cette hypothèse.

Il est vraisemblable, en outre, que les facteurs de croissance, auxines et inhibiteurs, interviennent dans le déroulement du cycle annuel des variations présentées par la pression osmotique et la teneur en eau.

2° Modifications saisonnières des constituants chimiques du cambium.

Comme nous l'avons rappelé plus haut, les ARN sont plus abondants dans la zone cambiale que dans les tissus voisins et leur teneur y est plus forte durant la période de multiplication cellulaire. La zone cambiale et l'anneau initial montrent ainsi des variations parallèles.

En dehors des ARN, tous les autres constituants chimiques que nous avons pu étudier sont des substances paraplasmiques et toutes, dans le cambium comme dans les bourgeons, montrent une abondance plus grande en hiver qu'au printemps. Les *lipides* sont présents en faible quantité en avril, mai et juin. Ils augmentent en juillet et sont fréquents en automne et en hiver. Un cycle analogue des lipides a été décrit par ARRHÉNIUS (1942) chez diverses espèces dont l'*Acer platanoides*, et par GÄUMANN (1935) chez le *Fagus silvatica*.

L'*amidon* est totalement absent de la zone cambiale de mars à juin. Il commence à apparaître dans les initiales radiales au cours des mois de juillet et août. Il y demeure présent, mais toujours en faible quantité, jusqu'au début de mars, époque où il disparaît rapidement. Il est très rare d'en rencontrer dans les initiales fusiformes et, lorsque cela se produit, ce n'est qu'à la fin de l'hiver, en février ou au début de mars; cette élaboration tardive d'amidon dans les initiales fusiformes évoque celle qui a lieu dans l'anneau initial à la même époque.

En automne et en hiver se produit également une accumulation de *substances membranaires* qui provoquent, au niveau des parois cellulaires, des épaississements caractéristiques, en forme de chapelets, sur les sections tangentielles. Ces épaississements, par contre, n'existent ni au printemps, ni en été. Ils résultent d'élaborations membranaires primaires qui ménagent de nombreuses ponctuations circulaires dans les parois radiales.

Enfin l'augmentation, de juillet à janvier, de la pression osmotique laisse présager, nous l'avons dit, une accumulation de substances de réserves, solubles dans les vacuoles. Cette augmentation probable de la teneur en sucres ne nous semble pas provenir d'une hydrolyse de l'amidon accumulé en automne dans la tige, car la quantité d'amidon contenu dans les cellules semble constante pendant toute la mauvaise saison. Des migrations des substances de réserves peuvent toutefois se produire entre le tronc et les rameaux jeunes. En effet, COCKERHAM (1930) signale un minimum de la teneur en amidon en novembre vers le milieu du tronc, en septembre pour la base du tronc.

D'une manière générale, à partir du mois de juillet, une accumulation de substances de réserves a lieu dans le cambium lui-même, bien qu'il s'agisse d'un tissu méristématique. Cette accumulation commence

au moment où la croissance se ralentit nettement. Comme l'a fait remarquer GAIL (1926), à partir de ce moment les produits élaborés par la photosynthèse sont de moins en moins utilisés pour la formation de nouveaux tissus et peuvent s'accumuler dans les cellules sous forme de substances de réserves. Celles-ci disparaissent en mars, au moment où reprend l'activité cambiale avant le débouffrage des bourgeons; elles sont utilisées lors de la formation des premières dérivées cambiales de l'année, avant que la photosynthèse n'ait pu recommencer.

3° *Le chondriome, les vacuoles et les changements physico-chimiques du cytoplasme.*

Le Sycomore nous a permis d'observer, dans les cellules cambiales, des *modifications vacuolaires* assez semblables à celles qu'a décrites BAILEY (1930) dans la zone génératrice du Robinier. La vacuole unique, qui existe dans les initiales en période de prolifération, se morcelle en septembre en donnant un réseau de vacuoles de formes irrégulières, en général allongées. De très nombreuses petites vacuoles globuleuses s'individualisent en novembre en même temps que cesse la cyclose. Cet état de repos apparent persiste jusqu'en février, époque où toutes les petites vacuoles arrondies confluent pour former de nouveau un réseau d'allure myélinique. Cette transformation coïncide exactement avec la reprise de la cyclose. Puis, le réseau vacuolaire gonfle et se transforme progressivement en une vacuole unique traversée par de nombreux trabécules cytoplasmiques. Nous avons montré que ces changements sont soumis, d'une part à l'influence de la température, d'autre part à celle de la pression osmotique : par exemple, la transformation des vacuoles globuleuses en un réseau de forme myélinique peut être obtenue expérimentalement en hiver, soit en abaissant la pression osmotique du milieu, soit en réchauffant les cellules. Mais la réversibilité de ces transformations, observée dans la nature, ne s'est pas montrée reproductible sous le microscope. On doit penser qu'il intervient d'autres facteurs, peut-être hormonaux, au cours du cycle annuel, ou bien que des modifications cytoplasmiques, qui ne sont pas immédiatement réversibles, empêchent d'obtenir, sur coupes, le passage inverse des vacuoles « myéliniformes » aux vacuoles globuleuses.

Ces transformations vacuolaires nécessitent une grande plasticité des rapports entre le cytoplasme et les vacuoles. Divers phénomènes peuvent intervenir, comme la tension superficielle, la viscosité, et mettre en jeu les propriétés de la membrane vacuolaire lipoprotéique. Nous n'avons pu encore aborder ces problèmes à l'échelle des infrastructures cellulaires, mais ils impliquent des modifications et des remaniements constants des membranes plasmiques limitant les vacuoles.

D'autre part, nos observations concernant *la cyclose*, bien que purement qualitatives, nous semblent tout à fait en accord avec les mesures

de vitesse des courants cytoplasmiques effectuées par THIMANN et KAUFMANN (1957) sur le cambium de Pin. Après la période hivernale d'arrêt complet, la cyclose reprend en février, mais elle est alors assez lente. Sa vitesse augmente et devient grande vers la fin de mars. Elle diminue en octobre et la cyclose s'arrête complètement en novembre. Les physiologistes ont longtemps pensé que la vitesse de la cyclose dépendait de la viscosité du cytoplasme, la cyclose étant d'autant plus rapide que la viscosité est plus faible. Dans ce cas, il y aurait une augmentation de la viscosité du cytoplasme en hiver, ce qui rappelle les résultats de KÜSTER (1926), de FRANKE (1962) et de GENKEL et OKNINA (1948), mais se trouve en désaccord avec ceux de WEBER (1925), de SCARTH et LEVITT (1937), de LEVITT et SIMINOVITCH (1940 et 1941). Les divergences de résultats indiqueraient, selon HEILBRUNN (1958), qu'il n'y a peut-être pas toujours une relation étroite entre la vitesse de la cyclose et la viscosité cytoplasmique. Nos propres observations ne nous permettent pas de conclure sur ce point précis, mais elles nous permettent cependant d'affirmer qu'il existe des *transformations physico-chimiques saisonnières* du cytoplasme. Les mesures que nous avons faites de la vitesse de la plasmolyse montrent que celle-ci est beaucoup plus longue à se déclencher en hiver qu'au printemps. C'est l'indice d'une augmentation de la *perméabilité cellulaire* au moment de la période de croissance. Cette variation est sans doute liée à l'influence des auxines qui, aux concentrations favorables à la croissance, augmentent la perméabilité. Le cytoplasme apparaît moins transparent, *plus dense* en automne et en hiver, et il se montre plus sidérophile. Ce fait se rapproche des constatations de PARKER (1957) qui voit les cellules corticales de Pin devenir plus « opaques » pendant la saison froide, ainsi que des observations de SIMINOVITCH et CHATER (1957) sur l'écorce de Robinier; ces auteurs remarquent « un accroissement de la densité du cytoplasme ou des particules protoplasmiques (mitochondries ?) avec l'acquisition de la résistance au froid », et ils ont « l'impression qu'il ne s'agit pas seulement d'un accroissement du cytoplasme en volume, mais aussi en concentration »; ils rapprochent ces faits des observations de BUVAT (1956) sur le cambium de ce même Robinier. BUVAT montre, en effet, que le cytoplasme des initiales devient plus dense pendant la mauvaise saison en même temps que se morcelle le chondriome.

Le cambium du Sycomore présente des variations morphologiques annuelles du *chondriome* (CATESSON, 1961) qui sont très semblables à celles qu'a décrites BUVAT (1956 et 1957) dans le cambium et le phloème du Robinier. Des modifications saisonnières analogues viennent d'être décrites dans les cellules vivantes du xylème de Robinier par CZANINSKI (1964). En hiver, le chondriome est très morcelé. Au printemps, lorsque la teneur en eau des tissus augmente et que la pression osmotique diminue, les éléments du chondriome montrent une tendance à s'associer en chaînes. En automne, les chaînes se frac-

tionnent en même temps que la teneur en eau diminue et que la pression osmotique augmente. Dans le cambium du Sycomore cependant, un autre phénomène se superpose à celui-ci. Pendant toute la durée de grande prolifération cellulaire, d'avril à juin, bien que la teneur en eau soit maximale et la pression osmotique très faible, le chondriome des initiales se morcelle de nouveau, tandis que dans les tissus voisins, où la *multiplication cellulaire* est beaucoup moindre, les chondriocotes restent associés en chaînes plus ou moins longues.

La morphologie du chondriome est donc sous la dépendance de nombreux facteurs :

1° *La teneur en eau des tissus.* — Comme l'a montré BUVAT (1948), plus la teneur en eau est élevée, plus les chondriocotes ont tendance à s'associer en longues chaînes.

2° *La température.* — Le froid produit une division et un gonflement des éléments du chondriome, comme l'indiquent les travaux de GENEVÈS (1955).

3° *La cyclose.* — Une cyclose très active tend à diviser le chondriome, tandis que des courants cellulaires ralentis favorisent l'édification de longs chondriosomes. Ces observations de BUVAT (1948) sont donc en parfait accord avec le fait que dans le cambium du Sycomore, le chondriome se morcelle de nouveau lorsque la cyclose est très rapide. Si nous comparons nos résultats avec les mesures effectuées par THIMANN et KAUFMANN (1957) sur la vitesse des courants cytoplasmiques dans les cellules cambiales du Pin, nous constatons que l'époque où nous observons un chondriome très divisé est celle où ces auteurs obtiennent leurs valeurs maximales (14 à 15 μ /s). Cette remarque n'est qu'une suggestion qui doit nous inciter si possible à répéter sur le cambium d'*Acer pseudoplatanus* les expériences de THIMANN et KAUFMAN. Mais de toute manière, la rapidité de la cyclose ne peut à elle seule expliquer la fragmentation du chondriome; en effet, sa vitesse est assez importante en mars et en août et, toutefois, pendant ces périodes, nous observons des chondriosomes nettement allongés.

4° *La prolifération cellulaire* semble également intervenir dans le morcellement du chondriome. Ce morcellement coïncide de façon assez remarquable avec la période d'intense multiplication cellulaire (plus de 1% d'initiales fusiformes en division au même moment). Les mitoses répétées des initiales et de leurs dérivées immédiates entraînent un accroissement du matériel mitochondrial qui ne doit pas favoriser l'existence d'éléments allongés. D'ailleurs, la présence de mitochondries punctiformes est assez caractéristique des tissus méristématiques.

Ces variations morphologiques du chondriome, souvent subtiles, impliquent l'existence de relations complexes entre l'eau de la cellule, les colloïdes du cytoplasme et la substance mitochondriale.

V. — CONCLUSIONS

Ces multiples observations des changements cellulaires saisonniers, aussi bien dans les bourgeons que dans la zone cambiale, s'accordent dans leur ensemble, d'une part avec les idées générales des physiologistes sur les processus de résistance au froid et, d'autre part, avec les études et les expériences faites dans le domaine de la dormance et du photopériodisme. En raison de l'intérêt à la fois scientifique et économique de ces problèmes, il nous paraît souhaitable de souligner, en terminant notre étude, les confirmations et les possibilités qu'offrent dans ces domaines les recherches cytologiques.

1° La résistance au froid.

Les modifications cytologiques et cytochimiques que nous avons observées dans le cambium du Sycomore et, de façon moins précise, dans les bourgeons de cet arbre se traduisent essentiellement en hiver par les phénomènes suivants :

- une augmentation de la teneur en lipides;
- une augmentation de la pression osmotique, sans doute liée à un accroissement de la teneur en sucres; sa régulation est assez souple : les grands froids de l'hiver 1962-1963 nous ont montré une possibilité d'adaptation de la pression osmotique en fonction de la température;
- une augmentation possible de la viscosité du cytoplasme;
- une diminution probable de la perméabilité cytoplasmique.

Ces faits concordent avec les différents processus invoqués actuellement pour expliquer la résistance au froid. Les physiologistes considèrent en effet que celle-ci met en jeu trois sortes de facteurs :

a) *Des variations de la constitution chimique.* — On admet en général que les lipides jouent un rôle dans la résistance au froid (PARKER, 1957), bien que l'on ne sache rien de très précis à ce sujet. Les groupements sulphydryles semblent également intervenir pour accroître la résistance des plantes (LEVITT et coll., 1961 et 1962). Une augmentation de certains protides se produit en hiver (SIMINOVITCH et BRIGGS, 1949, 1953), mais sa liaison avec la résistance au froid est discutée (PARKER, 1963). Enfin, il existe un parallélisme entre la teneur en sucres et la résistance au froid (LEVITT, 1951 et 1956; PARKER, 1959 et 1963; ULRICH, 1961), sans que l'on ait encore pu montrer de relations précises entre les deux faits.

b) *Une augmentation de la pression osmotique*, déterminée au moins partiellement par l'accumulation de réserves sucrées. De nombreux

auteurs ont montré l'analogie entre les variations de la pression osmotique et celles de la résistance au froid (LEVITT et SCARTH, 1936; LEVITT, 1951).

c) *Des modifications physico-chimiques du cytoplasme.* — Ces facteurs interviennent très vraisemblablement, mais les résultats obtenus à ce sujet sont discordants comme en témoignent les revues et discussions faites par HEILBRUNN (1958) et par PARKER (1960). Certains auteurs voient une augmentation de la viscosité en hiver (KESSLER et RUHLAND, 1938; PARKER, 1958), tandis que d'autres (SCARTH et LEVITT, 1937; SCARTH, 1941) constatent sa diminution hivernale. De même, la perméabilité cellulaire augmenterait avec la résistance au froid selon certains (LEVITT et SCARTH, 1936 *b*; POP et PUJA, 1960), alors que nos propres expériences sur la vitesse de plasmolyse tendent à montrer une diminution de la perméabilité. Cette dernière divergence semble pouvoir s'expliquer par le fait qu'il n'existe pas d'espaces intercellulaires dans le cambium et, par conséquent, qu'il ne se produit pas de sortie d'eau des cellules cambiales lorsqu'elles sont soumises à de basses températures. Dans d'autres tissus, la sortie d'eau dans les méats semble favoriser la résistance des plantes et cette sortie d'eau s'accompagne sans doute d'une augmentation de la perméabilité.

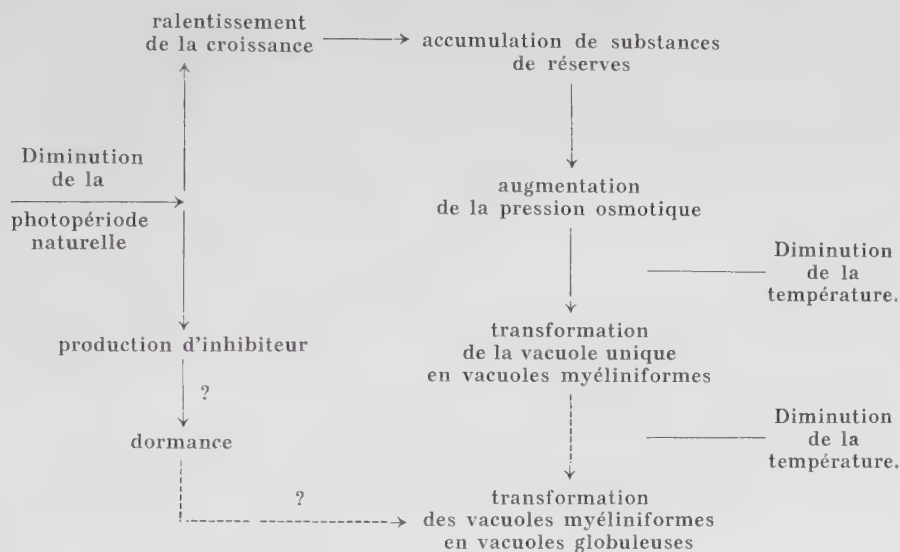
Il est actuellement difficile de dire quel est le principal facteur responsable de la résistance au froid, d'autant plus qu'un certain nombre de modifications cytologiques hivernales semblent dépendre aussi de la photopériode et de l'établissement de la dormance.

2° *Dormance et photopériodisme.*

Les phénomènes de dormance sont moins bien connus pour le cambium que pour les bourgeons ou les graines. Cependant, les physiologistes font remarquer que l'entrée en « repos » peut être accompagnée de particularités cytologiques (SAMISH, 1954) : les cellules semblent se ratatiner (SWARBRICK, 1927) et leur cytoplasme paraît se contracter (GENKEL et OKNINA, 1948) et s'opacifier (PARKER, 1957). Nous n'avons pas observé de phénomènes aussi importants dans le cambium du Sycomore. La densité du cytoplasme augmente et les cellules sont plus aplaties qu'au printemps, mais il nous semble que la contraction du cytoplasme, vue par certains auteurs, doit être due à un artéfact, car nous n'avons rien remarqué de tel sur le vivant, aussi bien dans le cambium que dans les autres tissus de la tige.

D'autre part, il est vraisemblable, comme nous l'avons déjà dit, que les inhibiteurs de croissance mis en évidence par HEMBERG (1949) chez le Frêne et par PHILLIPS et WAREING (1958) chez le Sycomore agissent sur le cambium. La production de ces inhibiteurs dans les feuilles et leur migration ultérieure est sous la dépendance de la photopériode. Nous nous demandons si ces substances n'agiraient pas sur la trans-

formation automnale des vacuoles « myéliniformes » en vacuoles globuleuses, transformation que nous n'avons pu provoquer expérimentalement sur coupes. Il faudrait, pour s'en assurer, étudier l'influence de la photopériode ou de divers inhibiteurs sur la forme des vacuoles. D'après les résultats de PHILLIPS et WAREING (1958) et d'après nos propres observations, nous pourrions supposer l'existence des processus suivants, depuis le mois de juillet jusqu'en novembre :



Au contraire, en février et mars, l'abaissement de la teneur en inhibiteur corrélatif de la diminution de la dormance, joint à l'augmentation de la température extérieure, permettrait, dans la nature, la transformation vacuolaire inverse.

Parmi les modifications cytologiques que montrent les bourgeons et la zone cambiale du Sycomore, certaines paraissent liées plus étroitement à la résistance au froid, d'autres au phénomène de dormance; un rapport existe certainement d'ailleurs entre la dormance et la résistance au froid, mais c'est là un domaine qui n'est pas encore totalement exploré. Le cambium nous paraît être un bon matériel de travail pour ce genre de recherches, car il permet assez facilement de relier les réactions physiologiques et la structure cytologique.

3° Dormance et différenciation.

Habituellement, il existe un antagonisme assez fidèle entre la prolifération et la différenciation des cellules. Dans des organes ou des tissus en vie végétative active, la prolifération a tendance à provoquer la régression des structures différenciées. Au contraire, l'arrêt de la

prolifération de cellules qui conservent d'autre part une activité physiologique, suscite les différenciations morphologiques en rapport avec cette activité. Par exemple, les cellules de l'aisselle d'une feuille se différencient lorsqu'elles ne construisent pas de bourgeon axillaire, mais se dédifférencient si elles s'engagent dans cette construction en reprenant une activité prolifératrice.

Au contraire, lorsque l'arrêt de la prolifération prélude à l'entrée en dormance, qui comporte un repos physiologique plus ou moins accusé, elle n'est pas suivie de différenciation sensible des cellules intéressées. Nous avons constaté ces faits en étudiant la cytologie des bourgeons et du cambium au cours de l'hiver; ces tissus ne subissent pas de différenciation importante, tout au plus observe-t-on une légère évolution des plastes et des substances paraplasmiques de réserves.



Dans les divers domaines de la recherche botanique, et notamment dans celui de la résistance au froid et de la dormance, il nous semble absolument indispensable de confronter des recherches cytologiques, physiologiques et biochimiques. C'est probablement la meilleure manière de comprendre vraiment les phénomènes que l'on observe et il nous paraît un peu illusoire de vouloir décrire des structures sans rechercher les facteurs qui règlent leur développement ou, inversement, d'étudier le comportement d'organes ou de plantes entières sans connaître les détails de leur constitution microscopique.

(Laboratoire de Botanique de l'Ecole Normale Supérieure, Paris.)

BIBLIOGRAPHIE

- ALLSOPP (A.) et MISRA (P.). — The constitution of the cambium, the new wood and the mature sapwood of the common ash, the common elm and the scotch pine. *Bioch. J.*, 1940, **34**, p. 1078-1084.
- ANDERSON (E.). — The isolation of pectic substances from wood. *J. Biol. Chem.*, 1936, **112**, p. 530-539.
- ARRHENIUS (O.). — Fettmängdens variation hos våra träd. *Svensk. Bot. Tidskr.*, 1942, **36**, p. 95-99.
- ARTSCHWAGER (E.). — The time factor in the differentiation of secondary xylem and phloem in pecan. *Amer. J. Bot.*, 1950, **37**, p. 15-24.
- AVERY (G. S.), BURKHOLDER (P. R.) et CREIGHTON (H. B.). — Production and distribution of growth hormone in shoots of Aesculus and Malus and its probable role in stimulating cambial activity. *Amer. J. Bot.*, 1937, **24**, p. 51-58.
- BAILEY (I. W.). — Phenomena of cell division in the cambium of arborescent Gymnosperms and their cytological significance. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1919, **5**, p. 283-285. — The cambium and its derivative tissues : II. Size variations of cambial initials in Gymnosperms and Angiosperms. *Amer. J. Bot.*, 1920 a, **7**, p. 355-367. — The cambium and its derivative tissues : III. A reconnaissance of cytological phenomena in the cambium. *Amer. J. Bot.*, 1920 b, **7**, p. 417-434. — The significance of the cambium in the study of certain physiological problems. *Journ. Gen. Physiol.*, 1920 c, **2**, p. 519-533. — The formation of the cell plate in the cambium of the higher plants. *Proc. Nat. Acad. Sc.*, 1920 d, **6**, p. 197-200. — The cambium and its derivative tissues : IV. The increase in girth of the cambium. *Amer. J. Bot.*, 1923, **10**, p. 499-509. — The cambium and its derivative tissues : V. A reconnaissance of the vacuome in living cells. *Ztschr. f. Zellforsch. u. Mikros. Anat.*, 1930, **10**, p. 651-682. — *Contribution to plant anatomy*. Waltham, Mass, Chronica Botanica, édit., 1954, 262 p.
- BAILEY (I. W.) et SRIVASTAVA (L. M.). — Comparative anatomy of the leaf bearing Cactaceæ. IV. The fusiform initials of the cambium and the form and structure of their derivatives. *J. Arnold Arboretum, Harvard Univ.*, 1962, **43**, p. 187-202.
- BALL (E.). — The shoot apex and normal plant of *Lupinus albus* L., bases for experimental morphology. *Amer. J. Bot.*, 1949, **36**, p. 440-454.
- BANNAN (M. W.). — Abnormal xylem rays in *Chamæcyparis*. *Amer. J. Bot.*, 1950 a, **37**, p. 232-237. — The frequency of anticlinal divisions in fusiform cambial cells of *Chamæcyparis*. *Amer. J. Bot.*, 1950 b, **37**, p. 511-519. — The reduction of fusiform cambial cells in *Chamæcyparis* and *Thuja*. *Canad. J. Bot.*, 1951 a, **29**, p. 57-67. — The annual cycle of size changes in the fusiform cambial cells in *Chamæcyparis* and *Thuja*. *Canad. J. Bot.*, 1951 b, **29**, p. 421-437. — Further observations on the reduction of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis*. *L. Canad. J. Bot.*, 1953, **31**, p. 63-74. — The vascular cambium and radial growth of *Thuja occidentalis* L. *Canad. J. Bot.*, 1955, **33**, p. 113-138. — Some aspects of elongation of fusiform cambial cells in *Thuja occidentalis*. *Canad. J. Bot.*, 1956, **34**, p. 175-196. — The relative frequency of the different types of anticlinal divisions in conifer cambium. *Canad. J. Bot.*, 1957 a, **35**, p. 875-884. — Girth increase in white cedar stems of irregular form. *Canad. J. Bot.*, 1957 b, **35**, p. 425-434. — Cambial behavior with reference to cell length and ring width in *Thuja occidentalis* L. *Canad. J. Bot.*, 1960 a, **38**, p. 177-183. — Ontogenic trends in conifer cambium with respect to frequency of anticlinal divisions and cell length. *Canad. J. Bot.*, 1960 b, **38**, p. 795-802. — Cambial behaviour with reference to cell length and ring width in *Pinus strobus*. *Canad. J. Bot.*, 1962, **40**, p. 1057-1062.

- BANNAN (M. W.) et BAYLY (I. L.). — Cell size and survival in conifer cambium. *Canad. J. Bot.*, 1956, **34**, p. 769-776.
- BANNAN (M. W.) et WHALLEY (B. E.). — The elongation of fusiform cambial cells in *Chamaecyparis*. *Canad. Journ. Res., Sect. C., Bot. Sc.*, 1950, **28**, p. 341-355.
- BAYLY (I. L.). — Some observations on cambial activity in *Pinus resinosa*. M. A. Thesis, University of Toronto, Ont., 1956.
- BARGHOORN (E. S.). — Origin and development of the uniseriate ray in the Coniferae. *Bull. Torrey Bot. Club*, 1940, **67**, p. 303-328. — The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. I. The primitive ray structure. *Amer. J. Bot.*, 1940, **27**, p. 918-928. — The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. II. Modifications of the multiseriate and uniseriate rays. *Amer. J. Bot.*, 1941, **28**, p. 273-282. — The ontogenetic development and phylogenetic specialization of rays in the xylem of dicotyledons. III. The elimination of rays. *Torrey Bot. Club Bull.*, 1941, **68**, p. 317-325.
- BERSILLON (G.). — Recherches sur les Papavéracées. Contribution à l'étude du développement des dicotylédones herbacées. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1955, 11^e série, **16**, p. 225-443.
- BEJER (J. J.). — Die Vermehrung der radialen Reihen im Cambium. *Rec. Trav. Bot. Neerland*, 1927, **24**, p. 631-786.
- BOKE (N. H.). — Zonation in the shoot apices of *Trichocereus spachianus* and *Opuntia cylindrica*. *Amer. J. Bot.*, 1941, **28**, p. 656-664.
- BOND (T. E. T.). — Studies in the vegetative growth and anatomy of the tea plant (*Camelia thea* Link) with special reference to the phloem. *Ann. Bot.*, 1942, **6**, p. 607-630.
- BOSSHARD (H. H.). — Variabilität der Elemente des Eschenholzes in Funktion der Kambiumtatigkeit. *Schweiz. Zeitsch., Forst.*, 1951, **102**, p. 648-665.
- BRAUN (H. J.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Markstrahlen. *Botan. Studien*, 1955, **4**, p. 73-131.
- BRIGGS (D. R.) et SIMINOVITCH (D.). — The chemistry of the bark of the black locust tree in relation to its frost hardiness. II. Seasonal variations in the electrophoresis patterns of the water-soluble proteins in the bark. *Arch. Biochem.*, 1949, **23**, p. 18-28.
- BRONGNIART (A.). — Note sur la formation de nouvelles couches ligneuses dans les tiges des arbres dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1852, sér. 3, **18**, p. 56-64.
- BROWN (A. B.). — Cambial activity, root habit and sucker shoot development in two species of poplar. *New Phyt.*, 1935, **34**, p. 163-179. — Cambial activity in poplar with particular reference to polarity phenomena. *Canad. J. Res. C.*, 1936, **14**, p. 74-88. — Activity in the vascular cambium in relation to wounding in the balsam poplar, *Populus balsamifera*. *Canad. J. Res. C.*, 1937, **15**, p. 7-31.
- BROWN (A. B.) et CORMACK (R. G.). — Stimulation of cambial activity, locally in the region of application and at a distance in relation to a wound, by means of heterauxin. *Canad. J. Res. C.*, 1937, **15**, p. 433-441.
- BUIS (R.). — Quelques observations sur les dormances hivernales des bourgeons et du cambium des plantes ligneuses. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 1959, **153**, p. 1218-1221.
- BUVAT (R.). — Recherches sur la différenciation des cellules végétales. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1944, 11^e série, **5**, p. 1-119. — Recherches sur les effets cytologiques de l'eau. *Rev. Cyt. et Cytophys. végét.*, 1948, **10**, p. 1-36. — Observations cytologiques sur l'évolution et le fonctionnement du point végétatif de la Giroflée, *Cheiranthus cheiri* L., Crucifères. *C. R. Acad. Sc.*, 1950, **230**, p. 1968-1969. — Evolution cytologique du point végétatif de *Lupinus albus* L., Papilionacées. *C. R. Acad. Sc.*, 1950, **230**, p. 2320-2322. — Structure, évolution et fonctionnement du méristème apical de quelques Dicotylédones. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1952, 11^e série, **13**, p. 199-300. — L'apex de *Triticum vulgare* : modalités de reprise des mitoses lors de la germination et du fonctionnement végétatif. *C. R. Acad. Sc.*, 1953, **236**, p. 1989-1991. — Le méristème apical de la tige. *Ann. Biol.*, 1955, **31**, p. 595-656. —

- Variations saisonnières du chondriome dans le cambium de *Robinia pseudo-acacia*. *C. R. Acad. Sc.*, 1956 a, **243**, p. 1908-1911. — Variations saisonnières du chondriome dans les cellules parenchymateuses du phloème de *Robinia pseudo-acacia*. *C. R. Acad. Sc.*, 1956 b, **243**, p. 2127-2130. — Recherches sur les infrastructures du cytoplasme, dans les cellules du méristème apical, des ébauches foliaires et des feuilles développées d'*Elodea canadensis*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1958, 11^e série, **19**, p. 121-161.
- CAMEFORT (H.). — Etude de la structure du point végétatif et des variations phyllotaxiques chez quelques Gymnospermes. *Ann. Sc. Bot.*, 1956, 11^e série, **17**, p. 1-185.
- CAMERON (H. S.) et SCHROEDER (C. A.). — Cambial activity and starch cycle in bearing orange trees. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.*, 1945, **46**, p. 55-59.
- CANDOLLE (A. P. DE). — *Organographie végétale*. Vol. 1. Paris, Deterville, 1827, 558 p.
- CAROTHERS (Z. B.). — Observations on the procambium and primary phloem of *Pelargonium domesticum*. *Amer. J. Bot.*, 1959, **46**, p. 397-404.
- CARSTENS (C.). — Das Dickenwachstum der Gymnospermen und Dikotylen. *Beih. Bot., Centr.*, 1931, **48**, p. 97-117.
- CATESSON (A. M.). — Zonation apicale et origine du procambium dans les rameaux d'*Acer pseudoplatanus*. *C. R. Acad. Sc.*, 1960 a, **250**, p. 1709-1711. — Caractères cytologiques de l'apex et des cordons proconducteurs naissants d'*Acer pseudoplatanus* lors de la reprise d'activité printanière. *C. R. Acad. Sc.*, 1960 b, **250**, p. 2418-2420. — Variations saisonnières du chondriome dans le cambium d'*Acer pseudoplatanus* (Acéracées). *C. R. Acad. Sc.*, 1961, **252**, p. 2588-2590. — Modifications saisonnières des vacuoles et variations de la pression osmotique dans le cambium d'*Acer pseudoplatanus*. *C. R. Acad. Sc.*, 1962 a, **254**, p. 3887-3889. — Modalités de l'activité prolifératrice du cambium d'*Acer pseudoplatanus* au cours du cycle annuel. *C. R. Acad. Sc.*, 1962 b, **255**, p. 3462-3464. — Modifications cytochimiques saisonnières des points végétatifs dans les bourgeons de l'*Acer pseudoplatanus* L. *C. R. Acad. Sc.*, 1^{er} juin 1964, **258**.
- CHARDENON (J.) et TARIS (B.). — Action d'un organo-mercurique et d'un dérivé nitré du phénol sur le développement de boutures de *Populus*. Quelques remarques sur la reprise de l'activité cambiale chez les *Populus*. *C. R. hebdomadaires, Séances Acad. Agric. France*, 1959, **4**, p. 138-140.
- CHEADLE (V. I.) et ESAU (K.). — Loss of cambial initials in *Liriodendron tulipifera*. *Amer. J. Bot.*, 1961, **48**, p. 532-533 (Abstract).
- CLOWES (F. A. L.). — *Apical meristems*. London, Blackwell, édit., 1960 et Oxford, Scientific publications, 1961, 217 p.
- COCKERHAM (G.). — Some observations on cambial activity and seasonal starch content in Sycamore (*Acer pseudoplatanus*). *Leeds Phil. Lit. Soc. Proc.*, 1930, **2**, p. 64-80.
- CODACCIONI (M.). — Etude phyllotaxique d'*Evonymus japonicus* Th. *Rev. Gén. Bot.*, 1954, **61**, p. 740-786. — Recherches morphologiques et ontogéniques sur quelques Cupulifères. *Rev. Cyt. Biol. Vég.*, 1962, **25**, p. 1-208. — Le maintien en survie *in vitro* du méristème terminal chez le *Castanea sativa*. *C. R. Acad. Sc.*, 1963, **257**, p. 2319-2321.
- COOPER (W. C.), TAYLOR (S.) et MAXWELL (N.). — A preliminary study of cold hardness in *Citrus* as related to cambial activity and bud growth. *Proc. Rio Grande Valley Hort. Soc.*, 1955, **9**, p. 1-14.
- CRAFTS (A. S.). — Vascular differentiation in the shoot apex of ten coniferous species. *Amer. J. Bot.*, 1943, **30**, p. 382-393.
- CROSS (G. L.). — Structure of the apical meristem and development of the foliage leaves of *Cunninghamia lanceolata*. *Amer. J. Bot.*, 1942, **29**, p. 288-301.
- CUMBLE (B. G.). — The vascular cambium and xylem development in *Hibiscus lasiocarpus*. *Amer. J. Bot.*, 1963, **50**, p. 944-951.

- CURRIER (H. B.), ESAU (K.) et CHEADLE (V. I.). — Plasmolytic studies of phloem. *Amer. J. Bot.*, 1955, **42**, p. 68-81.
- CUTTER (E. G.). — On a theorie of phyllotaxis and histogenesis. *Biol. Rev.*, 1959, **34**, p. 243-263.
- CZANINSKI (Y.). — Variations saisonnières du chondriome dans les cellules du parenchyme ligneux vertical du *Robinia pseudoacacia*. *C. R. Acad. Sc.*, 1964, **258**, p. 679-682.
- DAUBENMIRE (R. F.) et DETERS (M. E.). — Comparative studies of growth in deciduous and evergreen trees. *Bot. Gaz.*, 1947, **109**, p. 1-12.
- DAVID (R.), LAPRAZ (G.) et BOST (J.). — Influence de l'âge du cambium sur la longueur des trachéides chez le Pin maritime. *C. R. Soc. Biol. Fr.*, 1959, **153**, p. 1560-1562.
- DELAY (C.). — Recherches sur la structure des noyaux quiescents chez les Phanérogames. *Rev. Cyt. et Cytophys. Végét.*, 1946-1947, **9**, p. 169-223 et 1948, **10**, p. 103-229.
- DERR (W. F.) et EVERT (R. F.). — Seasonal changes in the phloem of *Robinia pseudoacacia*. *Amer. J. Bot.*, 1962, **49**, p. 659 (Abstract).
- DODD (J. D.). — On the shapes of cells in the cambial zone of *Pinus silvestris* L. *Amer. J. Bot.*, 1948, **35**, p. 666-682.
- DOWNES (R. J.). — Photoperiodic control of growth and dormancy in woody plants. In : *The Physiology of Forest Trees*, Thimann, édit., New York, The Ronald Press Co, 1957, p. 529-537.
- DUFF (G. H.) et NOLAN (N. J.). — Growth and morphogenesis in the canadian forest species. I. The control of cambial and apical activity in *Pinus resinosa*. *Canad. J. Bot.*, 1953, **31**, p. 471-513.
- DUHAMEL DU MONCEAU (H. L.). — *La physique des arbres*. Paris, Guérin Delatour, 1758, 2 vol., 738 p.
- DU PETIT-THOUARS (A.). — *Essais sur la végétation considérée dans le développement des bourgeons*. Paris, Bertrand, imp., 1809, 304 p.
- DYORAK (J.). — Formation of secondary xylem in apricots (*Prunus armeniaca*) without the participation of buds. *Biol. Plant*, 1961, **3**, p. 99-106.
- EAMES (A. J.) et MAC DANIELS (L. H.). — *An introduction to plant anatomy*. 2nd edit., London, Mc Graw Hill publ. C°, 1951, 427 p.
- ELLIOT (J. H.). — Seasonal changes in the development of the phloem of the Sycamore, *Acer pseudoplatanus* L. *Proc. Leeds Phil. Soc.*, 1935, **3**, p. 55-67.
- ENGARD (C. J.). — *Organogenesis in Rubus*. University of Hawaii Res. Publ., 1944, n° **21**.
- ENGELHARD (W. E.) et LOMMASSON (R. C.). — Water and solute content of tree trunks. *Proc. Iowa Acad. Sc.*, 1960, **67**, p. 71-75.
- ERMICH (K.). — Badania nad dynamika przyrostu grubosci u *Pinus silvestris* L. i *Quercus robur* L. w ciagu okresu Wegetacyjnego (Daniesjenie tymczasowe). *Ekol. polska*, sér. A, 1956, **4**, p. 219-223.
- ESAU (K.). — Ontogeny and structure of the phloem of tobacco. *Hilgardia*, 1938, **11**, p. 343-424. — Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. I. The procambium. *Amer. J. Bot.*, 1942, **29**, p. 738-747. — Vascular differentiation in the vegetative shoot of *Linum*. III. The origin of the bast fibers. *Amer. J. Bot.*, 1943 a, **30**, p. 579-586. — Origin and development of primary tissues in seed plants. *Bot. Rev.*, 1943 b, **9**, p. 125-206. — Phloem structure in the grapevine, and its seasonal changes. *Hilgardia*, 1948, **18**, p. 217-296. — *Plant anatomy*. New York, John Wiley and sons, 1953, 735 p. — Primary vascular differentiation in plants. *Biol. Revs. Cambridge Philos. Soc.*, 1954, **29**, p. 46-86. — *Anatomy of seed plants*. New York, John Wiley and sons, 1960, 376 p.
- EVERT (R. F.). — Phloem structure in *Pyrus communis* L. and its seasonal changes. *Univ. Calif. Publ. Bot.*, 1960, **32**, p. 127-194. — Some aspects of cambial development in *Pyrus communis*. *Amer. J. Bot.*, 1961, **48**, p. 479-488. — Some aspects of phloem development in *Tilia americana*. *Amer. J. Bot.*, 1962, **49**, p. 659

- (Abstract). — Ontogeny and structure of the secondary phloem in *Pyrus malus*. *Amer. J. Bot.*, 1963 a, **50**, p. 8-37. — The cambium and seasonal development of the phloem in *Pyrus malus*. *Amer. J. Bot.*, 1963 b, **50**, p. 149-159.
- FAHN (A.). — Annual wood ring development in maquis trees of Israel. *Palestine J. Bot.*, 1953, **6**, p. 1-26. — The development of the growth ring in wood of *Quercus infectoria* and *Pistacia lentiscus* in the hill region of Israel. *Tropical Woods*, 1955, **101**, p. 52-59.
- FAVARD (A.). — Formation et premières différenciations du système conducteur chez *Drosera rotundifolia* L. au stade jeune. *C. R. Acad. Sc.*, 1955, **240**, p. 338-340. — Contributions à l'étude histologique et cytologique de la croissance et du développement des *Drosera*. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1963, 12^e série, **4**, p. 265-502.
- FELICE MASTELLONI (M. DE). — Andamento dell'accrescimento del legno in *Ceratonchia siliqua*. *Nuovo G. Bot. Ital.*, 1961, **67**, p. 363-376.
- FRANKE (I.). — Untersuchungen über den Einfluss des Frostes auf Blattparenchymzellen von *Polypodium vulgare*. *Protoplasma*, 1962, **55**, p. 63-88.
- FRASER (D. A.). — A study of cambial activity. *Thesis, University of Toronto*, 1951. — Initiation of cambial activity in some forest trees in Ontario. *Ecology*, 1952, **33**, p. 259-273.
- FREY-WYSSLING (A.). — Zur Ontogenie des Xylems in Stengeln mit sekundären Dickenwachstum. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, 1940, **58**, p. 166-181.
- FRITTS (H. C.). — Multiple regression analysis of radial growth in individual trees. *Forest Soc.*, 1960, **6**, p. 334-349.
- GAIL (F. W.). — Osmotic pressure of cell sap and its possible relation to winter killing and leaf fall. *Bot. Gaz.*, 1926, **81**, p. 434-444.
- GAIL (F. W.) et CONE (W. H.). — Osmotic pressure and pH measurements on cell sap of *Pinus ponderosa*. *Bot. Gaz.*, 1929, **88**, p. 437-441.
- GARRISON (R.). — Origin and development of axillary buds: *Betula papyrifera* Marsh and *Euptelea polyandra* Sieb. et Zucc. *Amer. J. Bot.*, 1949, **36**, p. 379-389. — Studies in the development of axillary buds. *Amer. J. Bot.*, 1955, **42**, p. 257-266.
- GAUDICHAUD (C.). — Remarques générales sur un rapport relatif au mémoire de Monsieur TRÉCUL. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1853, 3^e série, **18**, p. 24-55.
- GÄUMANN (E.). — Der Stoffhaushalt des Bäume (*Fagus silvatica* L.) im Laufe eines Jahres. *Ber. deutsch. Bot. Gesell.*, 1935, **53**, p. 366-377.
- GENEVÈS (L.). — Recherches sur les effets cytologiques du froid. *Rev. Cyt. et Biol. Végét.*, 1955, **16**, p. 1-207.
- GENKEL (P. A.) et OKNINA (E. Z.). — Le repos végétatif chez les plantes (en russe). *Dokl. Akad. Nauk, SSSR*, 1948, **62**, p. 409-412.
- GIBBS (R. D.). — Studies in tree physiology. I. General introduction: water contents of certain canadian trees. *Canad. J. Res.*, sect. C, 1939, **17**, p. 460-482. — Studies in tree physiology. II. Seasonal changes in the food reserves of field birch (*Betula populifolia* Marsh.). *Canad. J. Res.*, sect. C, 1940, **18**, p. 1-9. — Patterns in the seasonal water contents of trees, in *The Physiology of forest trees*. New-York, The Ronald press Co, 1957, p. 43-69.
- GIFFORD JR. (E. M.). — The shoot apex in Angiosperms. *Bot. Rev.*, 1954, **20**, p. 477-529.
- GOUWENTAK (C. A.). — Cambial activity is dependant on the presence of growth hormone and the non resting condition of stem. *Proc. Ned. Akad. Wetensch.*, 1941, **44**, p. 654-663.
- GOUWENTAK (C. A.) et MAAS (A. L.). — Kambiumtätigkeit und Wuchsstoff. *Med. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen*, 1940, **44**, p. 1-16.
- GREW (N.). — *The anatomy of plants*. 2nd édit. London, W. Rawlins, 1682, 304 p. et 83 pl.
- GRILLOS (S. J.) et SMITH (F. H.). — The secondary phloem of Douglas Fir. *Forest Sc.*, 1959, **5**, p. 377-388.
- GROSSENBACHER (J. G.). — Gliding growth and the bars of Sanio. *Am. J. Bot.*, 1914, **1**, p. 522-530.

- GUILLIERMOND (A.). — Sur la réversibilité du vacuome observé sous l'influence de la plasmolyse. *C. R. Ass. Fr. Av. Sc., Lyon*, 1926.
- GUILLIERMOND (A.), PLANTEFOL (L.) et MANGENOT (G.). — *Traité de Cytologie végétale*. Paris, Le François, éd., 1933, 1195 p.
- GUNCKEL (J. E.) et WETMORE (R. H.). — Studies on the development of long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba*. L. I. The origin and pattern of development of the cortex, the pith and the procambium. *Amer. J. Bot.*, 1946, **33**, p. 285-295.
- Studies on the development of long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. II. Phyllotaxis and the organisation of the primary vascular system, primary phloem and xylem. *Amer. J. Bot.*, 1946, **33**, p. 532-543.
- GUNCKEL (J. E.) et THIMANN (K. V.). — Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba*. III. Auxin production in shoot growth. *Amer. J. Bot.*, 1949, **37**, p. 145-151.
- GUSTIN (R.) et SLOOVER (J. DE). — Recherches sur l'histogénèse des tissus conducteurs I. Problèmes posés et données acquises. *La cellule*, 1955, **58**, p. 97-128.
- HAGEMANN (W.). — Kritische Untersuchungen über die Organisation des Sprossscheitels dikotyler Pflanzen. *Oster. bot. Z.*, 1960, **107**, p. 366-402.
- HALES (S.). — *Vegetable statics*. Londres, Isaac Newton, 1727, 376 p.
- HARTIG (R.). — Ueber den Beginn und den Schluss der Jahrringbildung der Bäume in den verschiedenen Baumhöhen. *Flora*, 1882, **40**, p. 118-124.
- HARTIG (T.). — Ueber die Entwicklung des Jahrringes der Holzpflanzen. *Bot. Zeit.*, 1853, **11**, p. 553-556 et 569-579.
- HEILBRUNN (L. V.). — The viscosity of protoplasm, in *Protoplasmatologia, Handbuch der Protoplasmaforschung*. Band II, C1. Vienna, Springer, 1958, p. 1-109.
- HEJNOWICZ (Z.). — Anticlinal divisions, intrusive growth and loss of fusiform initials in non storied cambium. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 1961, **30**, p. 729-752.
- HELM (J.). — Untersuchungen über die Differenzierung der Sprossscheitel Meristeme von Dikotylen unter besonderer Berücksichtigung des Procambiums. *Planta*, 1931, **15**, p. 105-191. — Primäres Meristem oder Prodesmogen? Kritisches zur Terminologie dieser Begriffe. *Planta*, 1937, **26**, p. 523-528.
- HEMBERG (T.). — Growth-inhibiting substances in the terminal bud of *Fraxinus*. *Physiologia Plant.*, 1949, **2**, p. 37-44.
- HOLDEN (H. S.) et BEXON (D.). — On the seedling structure of *Acer pseudoplatanus*. *Ann. Bot.*, 1923, **37**, p. 571-594.
- HÖSTER (H. R.) et ZIMMERMANN (W.). — Die Entwicklung des Leitbündelsystems im Keimblatt von *Pulsatilla vulgaris* mit besonderer Berücksichtigung der Protoxylem-Differenzierung. *Planta*, 1961, **56**, p. 71-93.
- HUBER (B.). — Das Siebröhrensystem unserer Bäume und seine jahreszeitlichen Veränderungen. *Jahrb. f. Wiss. Bot.*, 1939, **88**, p. 176-242. — Tree physiology. *Ann. Rev. Plant Phys.*, 1952, **3**, p. 333-346.
- HUSAIN (A.) et COOPER (W. C.). — Cambial activity in grapefruit trees as influenced by winter irrigation. *Amer. J. Bot.*, 1958, **45**, p. 517-519.
- JACOBS (W. P.) et MORROW (I. B.). — A quantitative study of xylem development in the vegetative shoot apex of *Coleus*. *Amer. J. Bot.*, 1957, **44**, p. 823-842.
- JACQUIOT (C.). — Contribution à l'étude des facteurs déterminant le cycle d'activité du cambium chez quelques arbres forestiers. *Rev. forest. franç.*, 1950, **2**, p. 605-610.
- JENSEN (W. A.) et MAC LAREN (A. D.). — Uptake of proteins by plant cells. The possible occurrence of pinocytosis in plants. *Exptl. Cell Res.*, 1960, **19**, p. 414-417.
- JONES (D. B.), GERSDORFF (C. E. F.) et MOELLER (O.). — Proteins of the bark of the common locust tree, *Robinia pseudacacia*. *J. Biol. Chem.*, 1925, **64**, p. 656-671.
- JOST (L.). — Ueber Beziehungen zwischen der Blattenwicklung und der Gefäßbildung in der Pflanzen. *Bot. Zeit.*, 1893, **51**, p. 89-138. — Ueber einige Eigentümlichkeiten des Cambiums der Bäume. *Bot. Zeit.*, 1901, **59**, p. 1-24.

- KALBE (L.). — Histogenetische Untersuchungen an Sprossvegetationspunkten dikotyler Holzpflanzen. *Flora*, 1962, **152**, p. 279-314.
- KAPLAN (R.). — Ueber die Bildung der Stele aus dem Urmeristem von Pteridophyten und Spermatophyten. *Planta*, 1937, **27**, p. 224-268.
- KASTENS (E.). — Beiträge zur Kenntnis der Funktion der Siebröhren. *Mitt. Inst. all. Bot.*, Hamburg, 1924, **6**, p. 33-70.
- KAWANO (K.), TUZII (R.) et HATAKEYAMA (I.). — Seasonal changes in the osmotic value, water content and solute ratio of the bud of mulberry tree. *Bot. Mag.*, 1961, **74**, p. 118-121.
- KAZARJAN (V. O.). — Sur la localisation des processus de croissance ontogénique dans les cellules du méristème secondaire des végétaux ligneux (en russe). *Akad. Nank armjan. S. S. R. Dokl.*, 1954, **18**, p. 27-31.
- KESSLER (W.) et RUHLAND (W.). — Weitere Untersuchungen über die inneren Ursachen der Kälteresistenz. *Planta*, 1938, **28**, p. 159-204.
- KIESER (D. G.). — Mémoire sur l'organisation des plantes. Haarlem, J. J. Beets 1814, 345 p.
- KLASON (P.). — Beiträge zur Konstitution des Fichtenholz-Lignins, VIII : Untersuchung des Nahrungssaftes der Fichte. *Ber. deutsch. Chem. Gesell.*, 1929, **62**, p. 635-639.
- KLEINMANN (A.). — Ueber Kern- und Zellteilungen im Cambium. *Bot. Arch.*, 1923, **4**, p. 113-147.
- KLINKEN (J.). — Ueber das gleitende Wachstum der Initialen im Kambium der Koniferen und den Markstrahlenverlauf in ihres secundären Rinde. *Biblioth. Bot.*, 1914, **19**, p. 1-41.
- KNIGHT (T. A.). — On the formation of the bark of trees. *Phil. Trans.*, 1807 (abstract in *Proc. Roy. Soc.*, London, 1800-1814, **1**, p. 258-260). — On the inconvertibility of bark into alburnum. *Phil. Trans.*, 1808 (abstract in *Proc. Roy. Soc.*, London, 1800-1814, **1**, p. 290-291).
- KNIGHT (R. C.). — Taper and secondary thickening in stems and roots of the apple. *Ann. Rep. East Maling Res. Station*, 1961, p. 65-71.
- KOSINKA (V.). — Vegetačná krivka osmotického tlaku bunkovej šťavy listov druhej rastovej fázy opadavých drevín. *Biologia*, 1962, **17**, p. 713-718.
- KOSTYTSCHEW (S.). — Der Bau und das Dickenwachstum der Dikotylenstämme. *Beih. Bot. Centr.*, 1924, **40**, p. 295-350.
- KOZŁOWSKI (T. T.), KUNTZ (J. E.) et WINGET (C. H.). — Effect of oak wilt on cambial activity. *Journ. Forest.*, 1962, **60**, p. 558-561.
- KOSŁOWSKI (T. T.) et PETERSON (T. A.). — Seasonal growth of dominant, intermediate and suppressed red pine trees. *Bot. Gaz.*, 1962, **124**, p. 146-154.
- KOSŁOWSKI (T. T.), WINGET (C. H.) et TORRIE (J. H.). — Daily radial growth of oak in relation to maximum and minimum temperature. *Bot. Gaz.*, 1962, **124**, p. 9-17.
- KRABBE (G.). — *Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen*. Berlin, Gebrüder Borntraeger, 1886, 100 p.
- KRAMER (M.) et SILBERSCHMIDT (K.). — Pesquisas acerca da determinação de hormônios vegetais em plantas da flora subtropical. *Arquiv. Inst. Biol.* (São Paulo), 1946, **17**, p. 99-148.
- KRAMER (P. J.) et KOSŁOWSKI (T. T.). — *Physiology of trees*. New-York, Mc Graw Hill publ., 1960, 642 p.
- KUNDU (B. C.). — Anatomy of jute stem with special reference to cambial activity and distribution of fibers in relation to leaf trade system. *Asiatic Soc. Bengal, Journ. and Proc.*, 1944, **10**, p. 27-52.
- KUNDU (B. C.) et RAO (N. S.). — The shoot apex of *Boehmeria nivea* during morphogenesis. *La Cellule*, 1957, **58**, p. 219-228.
- KÜSTER (E.). — Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. *Protoplasma*, 1927, **1**, p. 73-104.

- KYAW (S. O. E.). — Anatomical studies of bark regeneration following scoring. *J. Arnold Arboretum Harvard University*, 1959, **40**, p. 260-267.
- LADEFÖG (K.). — The periodicity of wood formation. *Dansk. Biol. Skr.*, 1952, **7**, p. 1-98.
- LA HIRE (J. N. DE). — Explication physique de la direction verticale et naturelle des tiges des plantes et des branches des arbres et de leurs racines. *Mém. Acad.*, 13 juin 1708, p. 233.
- LANCE (A.). — Recherches cytologiques sur l'évolution de quelques méristèmes apicaux et sur ses variations provoquées par des traitements photopériodiques. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1957, 11^e série, **18**, p. 91-421.
- LANGERON (M.). — *Précis de microscopie*. Paris, Masson et C^{ie}, édit., 1949, 1430 p.
- LEVITT (J.). — Frost, drought and heat resistance. *Ann. Rev. Plant Phys.*, 1951, **2**, p. 245-268. — *The hardiness of plants*. New-York, Academic Press inc., 1956, 278 p. — Les très basses températures chez les plantes. *Bull. Soc. fr. Physiol. vég.*, 1961, **7**, p. 173-174.
- LEVITT (J.) et SCARTH (G. W.). — Frost hardening studies with living cells. I. Osmotic and bound water changes in relation to frost resistance and the seasonal cycle. II. Permeability in relation to frost resistance and the seasonal cycle. *Canad. J. Res. C.*, 1936, **14**, p. 267-305.
- LEVITT (J.) et SIMINOVITCH (D.). — The relation between frost resistance and the physical state of the protoplasm. I. The protoplasm as a whole. *Canad. J. Res., sect. C*, 1940, **18**, p. 550-561. — The relation between frost resistance and the physical state of the protoplasm. II. The protoplasmic surface. *Canad. J. Res., sect. C*, 1941, **19**, p. 9-20.
- LEVITT (J.), SULLIVAN (C. Y.), JOHANSON (N. O.) et PETTIT (R. M.). — Sulfhydryls. A new factor in frost resistance. I. Changes in SH content during frost hardening. *Plant Physiol.*, 1961, **36**, p. 611-616.
- LEVITT (J.), SULLIVAN (C. Y.) et JOHANSON (N. O.). — Sulfhydryls. A new factor in frost resistance. III. Relation of SH increase during hardening to protein, glutathione and glutathione oxidizing activity. *Plant Physiol.*, 1962, **37**, p. 266-271.
- LISON (L.). — *Histochimie et cytochimie animales*. Paris, Gauthier-Villars, 1960, 842 p.
- LOBZHANIDZE (E. D.). — *Le cambium et la formation des couches annuelles du bois* (en russe). Publ. Inst. forestier. Edit. Acad. Sc. Géorgie, Tbilissi, 1961, 159 p.
- LODEWICK (J. E.). — Growth studies in forest trees. I. Experiments with the dendrograph on *Fraxinus americana*. *Bot. Gaz.*, 1925, **79**, p. 311-323. — Seasonal activity of the cambium in some northeaster trees. *Bull. of the New York state college of forestry at Syracuse University. Technical publ.*, 1928, **23**, p. 1-52.
- LOOMIS (W. E.). — Translocation and growth balance in woody plants. *Ann. Bot.*, 1935, **49**, p. 247-272.
- LOUIS (J.). — L'ontogénèse du système conducteur dans la pousse feuillée des Dicotylées et des Gymnospermes. *La Cellule*, 1935, **44**, p. 87-172.
- MAC GAHAN (M. W.). — Vascular differentiation in the vegetative shoot apex of *Xanthium chinense*. *Amer. J. Bot.*, 1955, **42**, p. 132-140.
- MAJUMDAR (G. P.) et DATTA (A.). — Developmental studies. I. Origin and development of axillary buds with special reference to two dicotyledons. *Proc. Indian Acad. Sc.*, 1946, **23**, p. 249-259.
- MALPIGHI (M.). — *Opera omnia*, Londres, R. Scott, 1686.
- MANGANELLI RAINERI (A.). — Accrescimento in spessore del justo di *Schinus molle* L. a Bari. *Nuovo G. bot. ital.*, 1954, **60**, p. 579-591.
- MEEUSE (A. D. J.). — A study of intercellular relationships among vegetable cells with special reference to « sliding growth » and to cell shape. *Rec. Trav. Bot. Néerl.*, 1941, **38**, p. 18-143.
- MIRBEL (C. F. DE). — *Traité d'anatomie et de physiologie végétales*. Paris, F. Dufart, an X (1802), vol. 1, 378 p.; vol. 2, 351 p. — Note sur le cambium et le liber. *Bull. des séances Soc. Philomatique*, 1816, p. 107-108.

- MISCHKE (K.). — Beobachtungen über das Dickenwachstum der Coniferen. *Bot. Centr.*, 1890, **44**, p. 39-43, 65-71, 97-102, 137-142, 169-175.
- MOHL (H. VON). — Sur la couche de cambium de la tige des phanérogames et sur ses rapports avec l'accroissement en épaisseur de cette tige. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1858, 4^e série, **9**, p. 5-29.
- MOLLART (D. L.). — The control of cambial activity in *Robinia pseudacacia*. *Master of Science Thesis, University of Manchester*, Manchester, England, 1954.
- MONANGE (Y.). — Le froid de l'hiver 1956 et l'anatomie du bois de quelques Gymnospermes. *Bull. Soc. Hist. nat.*, Toulouse, 1961, **96**, p. 175-180.
- MOREL (G.). — Physiologie du cambium. *Bull. Soc. Bot., Mém.*, 1960, p. 50-61.
- NÄGELI (C. W.). — Das Wachstum des Stammes und der Wurzel bei den Gefäßpflanzen und die Anordnung der Gefäßstränge im Stengel. *Beitr. z. Wiss. Botan.*, 1858, **1**, p. 1-156.
- NEEFF (F.). — Ueber die Umlogerung der Kambiumzelle beim Dickenwachstum der Dikotylen. *Zeitschr. Bot.*, 1920, **12**, p. 225-252.
- NEWMAN (I. V.). — Pattern in meristems of vascular plants. I. Cell partition in living apices and in the cambial zone in relation to the concepts of initial cells and apical cells. *Phytomorphology, India*, 1956, **6**, p. 1-19. — Pattern in the meristems of vascular plants. II. A review of shoot apical meristems of Gymnosperms, with comments on apical biology and taxonomy and a statement of some fundamental concepts. *Proc. Lin. Soc. New S. Wales*, 1961, **86**, p. 9-59.
- NOUGARÈDE (A.). — Organisation et fonctionnement du méristème apical des végétaux vasculaires. *Livre jubilaire du Professeur Plantefol*. (A paraître).
- PARKE (R. V.). — Growth periodicity and the shoot tip of *Abies concolor*. *Amer. J. Bot.*, 1959, **46**, p. 110-118.
- PARKER (J.). — Seasonal changes in some chemical and physical properties of living cells of *Pinus ponderosa* and their relation to freezing resistance. *Protoplasma*, 1957, **48**, p. 147-163. — Sol-gel transitions in the living cells of conifers and their relation to resistance to cold. *Nature*, 1958, **182**, p. 1815. — Seasonal variations in sugars of conifers with some observations on cold resistance. *Forest Sc.*, 1959, **5**, p. 56-63. — Seasonal changes in the physical nature of the bark phloem parenchyma cells of *Pinus strobus*. *Protoplasma*, 1960, **52**, p. 223-229. — Cold resistance in woody plants. *Bot. Rev.*, 1963, **29**, p. 123-201.
- PHILIPSON (W. R.) et BALFOUR (E. E.). — Vascular patterns in Dicotyledons. *Bot. Rev.*, 1963, **29**, p. 382-404.
- PHILLIPS (I. D. J.) et WAREING (P. F.). — Studies in dormancy of Sycamore. I. Seasonal changes in the growth substances contents of the shoot. *J. exper. Bot.*, 1958, **9**, p. 350-364. — Studies in dormancy of Sycamore. II. The effect of day length on the natural growth inhibitor content of the shoot. *J. exper. Bot.*, 1959, **10**, p. 504-514.
- PISEK (A.). — Frosthärte und Zusammensetzung des Zellsaftes bei *Rhododendron ferrugineum*, *Pinus cembra* und *Picea excelsa*. *Protoplasma*, 1950, **39**, p. 129-146.
- PLANTEFOL (L.). — Fondements d'une théorie phyllotaxique nouvelle. La théorie des hélices foliaires multiples. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1946, 11^e série, **7**, p. 158-229 et 1947, 11^e série, **8**, p. 1-66. — Hélices foliaires, point végétatif et stèle chez les Dicotylédones. *Rev. Gén. Bot.*, 1947, **54**, p. 49-80. — Structure et fonctionnement du méristème terminal de la tige. Rapport introductif. *Bull. Soc. Bot. Mém.*, 1962, p. 3-14.
- POP (E.) et PUJA (I.). — Despre relația dintre permeabilitatea protolasmei pentru apă și rezistența plantelor la ger. In *Probl. actuale Biol. Științe agric.*, Bucarest, Ed. Acad. Republ. Popul. romine, 1960.
- POPHAM (R. A.). — Cytogenesis and zonation in the shoot apex of *Chrysanthemum morifolium*. *Amer. J. Bot.*, 1958, **45**, p. 198-206.
- PRIESTLEY (J. H.). — Cell growth and cell division in the shoot of the flowering plant. *New Phyt.*, 1929, **28**, p. 54-81. — Studies in the physiology of cambial activity. I. Contrasted types of cambial activity. *New Phyt.*, 1930 a, **29**, p. 56-73.

- Studies in the physiology of cambial activity. II. The concept of sliding growth. *New Phyt.*, 1930 b, **29**, p. 96-140. — Studies in the physiology of cambial activity. III. The seasonal activity of the cambium. *New Phyt.*, 1930 c, **29**, p. 316-335. — The growing tree. *Nature*, 1932, **130**, p. 494-497.
- PRIESTLEY (J. H.), SCOTT (L. I.) et MALINS (M. E.). — A new method of studying cambial activity. *Proc. Leeds phil. lit. Soc.*, 1933, **2**, p. 365-374.
- PROEBSTING (E. L.). — The relation of stored food to cambial activity in the apple. *Hilgardia*, 1925, **1**, p. 81-106.
- RAATZ (W.). — Die Stabbildungen im Sekundären Holzkörper der Bäume und die Initialentheorie. *Jahrb. Wiss. Bot.*, 1892, **23**, p. 567-636.
- REEVE (R. M.). — Structure and growth of the vegetative shoot apex of *Garrya elliptica* Dougl. *Amer. J. Bot.*, 1942, **29**, p. 697-711. — Comparative ontogeny of the inflorescence and the axillary vegetative shoot in *Garrya elliptica*. *Amer. J. Bot.*, 1943, **30**, p. 608-619.
- RESCH (A.). — Ueber Leptombündel und isolierte Siebröhren sowie deren Korrelationen zu den übrigen Leitungsbahnen in der Sprossachse. *Planta*, 1959, **52**, p. 467-489 et 490-515.
- RICHARD (A.). — *Nouveaux éléments de Botanique*. Paris, Béchet jeune, 1838 et 1846, 756 p. — Rapport sur un mémoire de M. TRÉCUL. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1852, 3^e série, **18**, p. 14-24.
- SACHER (J. A.). — Structure and seasonal activity of the shoot apices of *Pinus lambertiana* and *Pinus ponderosa*. *Amer. J. Bot.*, 1954, **41**, p. 749-759. — Dwarf shoot ontogeny in *Pinus lambertiana*. *Amer. J. Bot.*, 1955, **42**, p. 784-792.
- SACHS (J.). — *Lehrbuch der Botanik*. Leipzig, Engelmann, juin 1868, 2 vol., 1320 p. — *Traité de Botanique*, 3^e édit. traduite de l'allemand par PH. VAN TIEGHEM, Paris, Savy, 1874, 1120 p.
- SALMON (J.). — Recherches cytologiques sur la différenciation des tubes criblés chez les Angiospermes. *Rev. Cyt. Cytophysiol.*, 1947, **9**, p. 55-168.
- SAMISH (R. M.). — Dormancy in woody plants. *Ann. Rev. Plant. Phys.*, 1954, **5**, p. 183-204.
- SANIO (C.). — Vergleichende Untersuchungen über die Zusammensetzung des Holzkörpers. *Bot. Zeit.*, 1863, **21**, p. 357-363, etc.
- SANIO (K.). — Anatomie der gemeinen Kiefer (*Pinus silvestris*). *Jahr. Wiss. Botan.*, 1873, **9**, p. 50-126.
- SÁRKÁNY (S.). — Ueber Entwicklung und Funktion des interfaszikularen Kambiums bei *Ricinus communis* L. *Jahr. Wiss. Bot.*, 1936, **82**, p. 625-656.
- SCARAMUZZI (F.). — Evoluzione della cerchia legnosa in *Quercus aegilops* L. a Tricase. *Nuovo G. Bot. Ital.*, 1961, **67**, p. 525-545.
- SCARTH (G. W.). — Dehydration injury and resistance. *Plant Physiol.*, 1941, **16**, p. 171-179.
- SCARTH (G. W.) et LEVITT (J.). — The frost hardening mechanism of plant cells. *Plant Physiol.*, 1937, **12**, p. 51-78.
- SCHMIDT (A.). — Histologische Studien an Phanerogamen Vegetationspunkten. *Bot. Arch.*, 1924, **8**, p. 345-404.
- SCHMUCKER (T.). — Ueber des Jahresgang des osmotischen Wertes bei Standortsrassen von *Pseudotsuga* und *Larix*. *Flora*, 1962, **152**, p. 480-508.
- SCHMUTZ (W.), SULLIVAN (C. Y.) et LEVITT (J.). — Sulfhydryls. A new factor in frost resistance. II. Relation between sulfhydryls and relative resistance of fifteen wheat varieties. *Plant. Physiol.*, 1961, **36**, p. 617-620.
- SCHNEIDER (H.). — The phloem of the sweet orange tree trunk and the seasonal production of phloem and xylem. *Hilgardia*, 1952, **21**, p. 331-366.
- SCHOCH-BODMER (H.). — Interpositionswachstum, symplastisches und gleitendes Wachstum. *Ber. Schweiz. bot. Ges.*, 1945, **55**, p. 313-319.
- SCHOUTE (J. C.). — Ueber Zellteilungsvorgänge im Cambium. *Verh. Akad. Wetenschappen*, 1902, 2 s., **9**, p. 1-60.

- SCHÜEPP (O.). — Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes von *Acer pseudoplatanus* L. *Vierteljahrschr. d. naturf. Ges.*, 1918, **63**, p. 99-105.
- SCHÜEPP (O.). — Untersuchungen zur beschreibenden und experimentellen Entwicklungsgeschichte von *Acer pseudoplatanus* L. *Jahr. Wiss. Bot.*, 1929, **70**, p. 743-804.
- SCHWALBE et NEUMANN. — *Cellulosechemie*, 1930, **11**, p. 113.
- SIMINOVITCH (D.) et BRIGGS (D. R.). — The chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. I. Seasonal variations in the protein content. *Arch. Bioch.*, 1949, **23**, p. 8-17. — Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. III. The validity of plasmolysis and desiccation tests for determining the frost hardiness of the bark tissue. *Plant. Physiol.*, 1953, **28**, p. 15-34.
- SIMINOVITCH (D.) et CHATER (A. P. J.). — Biochemical processes in the living bark of the black locust tree in relation to frost hardiness and the seasonal cycle. In : *The Physiology of Forest Trees*, Thimann, édit., New-York, The Ronald Press Company, 1957, p. 219-250.
- SLOOVER (J. DE). — Recherches sur l'histogénèse des tissus conducteurs. II. Le sens longitudinal de la différenciation du procambium, du xylème et du phloème chez *Coleus*, *Ligustrum*, *Anagallis* et *Taxus*. *La Cellule*, 1958, **59**, p. 55-202.
- SNOW (R.). — The nature of the cambial stimulus. *New Phyt.*, 1933, **32**, p. 288-296. Activation of cambial activity by pure hormones. *New Phyt.*, 1935, **34**, p. 347-360.
- SÖDING (H.). — Ueber den Einfluss von Wuchsstoff auf das Dickenwachstum der Bäume. *Ber. deut. botan. Ges.*, 1936, **54**, p. 291-304. — Wuchsstoff und Kambiumtätigkeit der Bäume. *Jahr. Wiss. Bot.*, 1937, **84**, p. 639-670. — Weiteren Untersuchungen über die Wuchsstoffregulation der Kambiumtätigkeit. *Z. für Bot.*, 1940, **36**, p. 113-141.
- SOROKIN (H. P.), MATHUR (S. N.) et THIMANN (K. V.). — The effects of auxins and kinetin on xylem differentiation in the pea epicotyl. *Amer. J. Bot.*, 1962, **49**, p. 444-454.
- STERLING (C.). — Growth and vascular development in the shoot apex of *Sequoia sempervirens* (Lamb.) Endl. III. Cytological aspects of vascularisation. *Amer. J. Bot.*, 1946, **33**, p. 35-45. — Organization of the shoot apex of *Pseudotsuga taxifolia* (Lamb.) Britt. II. Vascularisation. *Amer. J. Bot.*, 1947, **34**, p. 272-280. — The primary body of the shoot of *Dianthera americana*. *Amer. J. Bot.*, 1949, **36**, p. 184-193.
- STEWART (C. M.) et AUSTIN (S. C.). — Soluble components of the cambial zone of *Eucalyptus regnans* F. Muell. *Nature*, 1963, **197**, p. 203-204.
- STUDHALTER (R. A.), GLOCK (W. S.) et AGERTER (S. R.). — Tree growth. *Bot. Rev.*, 1963, **29**, p. 245-365.
- SWARBRICK (T.). — Studies in the physiology of fruit trees. I. The seasonal starch content and cambial activity in one-to-five year old apple branches. *Journ. Pomology and Hort. Sc.*, 1927, **6**, p. 137-156. — Studies in the physiology of fruit trees. II. The effect of ringing, double-ringing and disbudding upon the starch content and the cambial activity of two-years old apple shoots. *Journ. Pomology and Hort. Sc.*, 1928, **6**, p. 296-312.
- THIMANN (K. V.) et KAUFMAN (D.). — Cytoplasmic streaming in the cambium of white pine. In : *The Physiology of Forest Trees*, Thimann, édit., New-York, The Ronald Press Company, 1957, p. 479-492.
- THORNER (J. P.) et NORTHCOTE (D. H.). — Changes in the chemical composition of a cambial cell during its differentiation into phloem and xylem tissue in trees. *Biochem. J.*, 1961, **81**, p. 449-455.
- TOLBERT (R. J.). — A seasonal study of the vegetative shoot apex and the pattern of pith development in *Hibiscus syriacus*. *Amer. J. Bot.*, 1961, **48**, p. 249-255.
- TRÉCUL (A.). — Observations relatives à l'accroissement en diamètre des végétaux dicotylédonés ligneux. *Ann. Sc. Nat. Bot.*, 1852, 3^e série, **17**, p. 250-279.

- TRUCKER (S. C.). — Ontogeny and phyllotaxis of the terminal vegetative shoot of *Michelia fuscata*. *Amer. J. Bot.*, 1962, **49**, p. 722-737. — Development and phyllotaxis of the vegetative axillary bud of *Michelia fuscata*. *Amer. J. Bot.*, 1963, **50**, p. 661-668.
- ULRICH (R.). — Le froid et le métabolisme des plantes. *Bull. Soc. Fr. Physiol. vég.*, 1961, **7**, p. 144-154.
- VERTREES (G. L.). — Plastochronic changes in the vegetative apex and the ontogeny of the floral apex of *Liriodendron tulipifera*. *Ph. D. Diss. U. Calif., Davis, California*, 1962.
- WAREING (P. F.). — Growth studies in woody species. I. Photoperiodism in first year seedlings of *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.*, 1950 a, **3**, p. 258-276. — Growth studies in woody species. II. Effect of day length on shoot growth in *Pinus silvestris* after the first year. *Physiol. Plant.*, 1950 b, **3**, p. 300-314. — Growth studies in woody species. III. Further photoperiodic effects in *Pinus silvestris*. *Physiol. Plant.*, 1951 a, **4**, p. 41-56. — Growth studies in woody species. IV. The initiation of cambial activity in ring-porous species. *Physiol. Plant.*, 1951 b, **4**, p. 546-562. — Growth studies in woody species. V. Photoperiodism in dormant buds of *Fagus sylvatica*. *Physiol. Plant.*, 1953, **6**, p. 692-706. — Experiments on the light-break effect in short day plants. *Physiol. Plant.*, 1954 a, **7**, p. 157-172. — Growth studies in woody species. VI. The locus of photoperiodic perception in relation to dormancy. *Physiol. Plant.*, 1954 b, **7**, p. 261-277. — Photoperiodism in woody plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, 1956, **7**, p. 191-214. — The physiology of cambial activity. *J. Inst. Wood Sc.*, 1958 a, **1**, p. 34-42. — Interaction between indole acetic acid and gibberellic acid in cambial activity. *Nature*, 1958 b, **181**, p. 1744-1745.
- WAREING (P. F.) et ROBERTS (D. L.). — Photoperiodic control of cambial activity in *Robinia pseudacacia* L. *New Phyt.*, 1956, **55**, p. 356-366.
- WHALLEY (B. E.). — Increase in girth of the cambium in *Thuja occidentalis* L. *Canad. J. Res. Sect. C. Bot. Sci.*, 1950, **28**, p. 331-340.
- WHITE (D. J.). — The architecture of the stem apex and the origin and development of the axillary buds in seedlings of *Acer pseudoplatanus* L. *Ann. Bot.*, 1955, **N. S.**, **19**, p. 437-449.
- WIGHT (W.). — Radial growth of the xylem and the starch reserves of *Pinus silvestris*: a preliminary survey. *New Phyt.*, 1933, **32**, p. 77-97.
- WILSON (B. F.). — Increase in cell wall surface area during enlargement of cambial derivatives in *Abies concolor*. *Amer. J. Bot.*, 1963, **50**, p. 95-102. — A model for cell production by the cambium of Conifers. In : *Formation of wood in Forest Trees*, New York, Academic Press inc., 1964.
- WILSON (J. M.) et WILSON (P. M.). — The position of regenerating cambia. *New Phyt.*, 1961, **60**, p. 63-73.
- WISLICENUS (H.). — *Z. angew. Chem.*, 1928, **41**, p. 1312. — *Cellulosechemie*, 1933, **14**, p. 149.
- WODZICKI (T.). — A contribution to the rate of xylem cell formation and differentiation of tracheids in *Pinus silvestris* L. *Acta Soc. Bot. Poloniae*, 1962, **31**, p. 219-227.
- ZELNIKER (J. L.). — Teneur en acides nucléiques des points végétatifs d'arbres, en relation avec les processus de croissance (en russe, rés. anglais). In : *Problèmes de l'écologie et de la physiologie des plantes forestières*. Publication de la Société Botanique de l'U. R. S. S., Lénigrad, 1963, p. 81-96.
- ZIMMERMANN (W. A.). — Untersuchungen über die räumliche und zeitliche Verteilungen des Wuchsstoffes bei Bäumen. *Zeitschrift. Bot.*, 1936, **30**, p. 209-252.

PLANCHES I A XX

—

PLANCHE I

Teneur en ARN de la zone cambiale (Z.C.).

Coupes transversales de tiges.

Fixation : formol, alcool, acide acétique (FAA);

coloration : vert de méthyle et pyronine.

FIG. 1. — 5 janvier : coupe effectuée dans le même entrenœud que celle de la figure 2 et traitée par la ribonucléase afin de montrer la localisation des ARN sur la figure 2. Les cellules de parenchyme phloémien qui se colorent par la pyronine après l'action de la ribonucléase contiennent des tanins (*t.*). ($\times 560$).

FIG. 2. — 5 janvier : la zone cambiale (*z. c.*) est réduite à deux ou trois cellules en épaisseur et ces cellules semblent contenir peu d'ARN, plutôt moins que celles du phloème récent, et notamment que les cellules compagnes (*c. c.*). ($\times 560$.)

FIG. 3. — 9 avril : la zone cambiale apparaît formée de quatre à huit assises cellulaires, plus riches en ARN qu'en janvier. ($\times 560$.)

FIG. 4. — 12 juin : l'activité cambiale se ralentit et le cambium ne comporte plus que quatre à cinq assises de cellules; il semble également contenir moins d'ARN qu'en avril. ($\times 560$.)

Le trait d'échelle sur chaque figure représente 50 μ , sauf indication contraire (Pl. X).

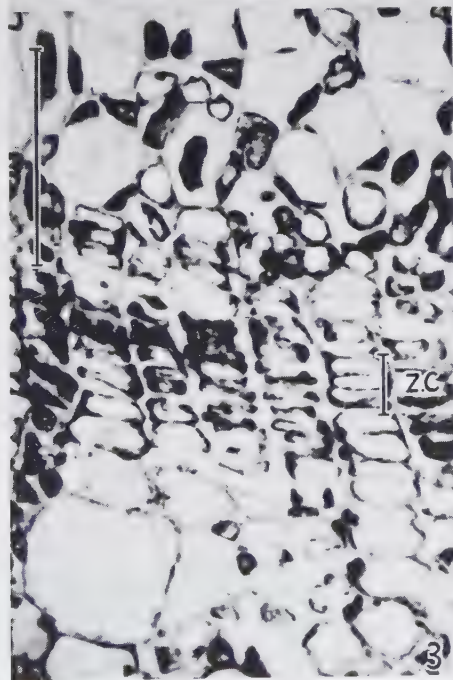
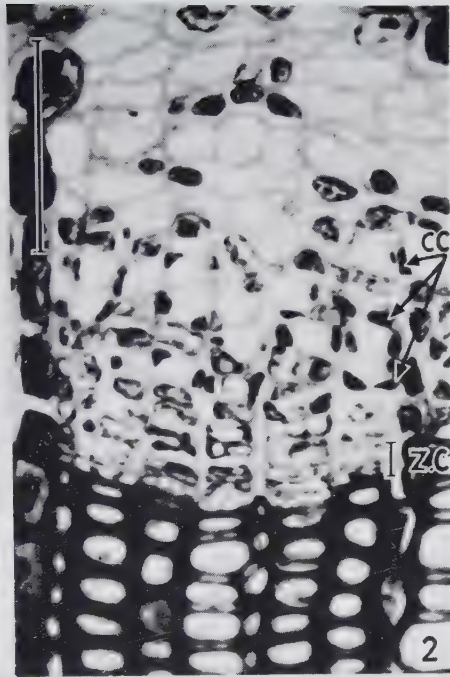
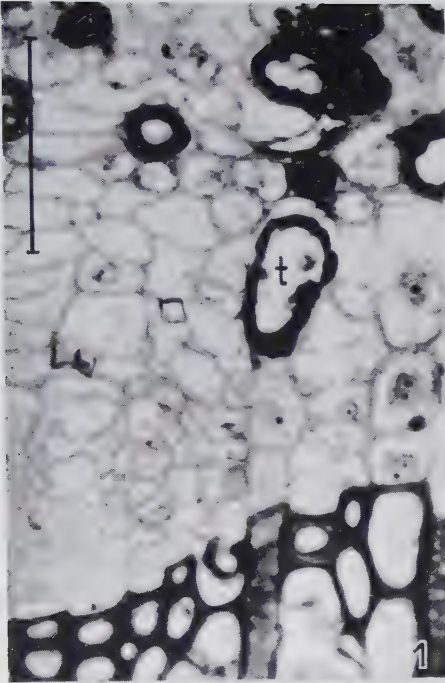


PLANCHE II

FIG. 1. — 4 mai : coupe radiale de tige (FAA; vert de méthyle, pyronine). Au centre, la zone cambiale plurisériée (*Z.C.*) contraste avec le phloème *ph.* (à gauche) et le xylème *xy.* (à droite) par sa grande richesse en ARN. ($\times 560$.)

FIG. 2. — Coupe radiale de tige fixée à la fin d'août par le mélange osmique de Meves, montrant la plus grande abondance de lipides (petits granules sombres) dans la zone cambiale (*Z.C.*) (au centre) par rapport au phloème (*ph.*) (à gauche) et au xylème (*xy.*) (à droite). ($\times 560$.)

FIG. 3. — Coupe tangentielle de la zone cambiale d'une tige, en novembre, après fixation au formol et coloration au bleu BZL. Les lipides, très abondants, apparaissent comme des grains ou des taches sombres. Ils s'agglomèrent parfois autour des chloroplastes dans les initiales radiales. Au bas de la photographie, les premières cellules du xylème sont visibles au-dessous des initiales fusiformes. ($\times 560$.)

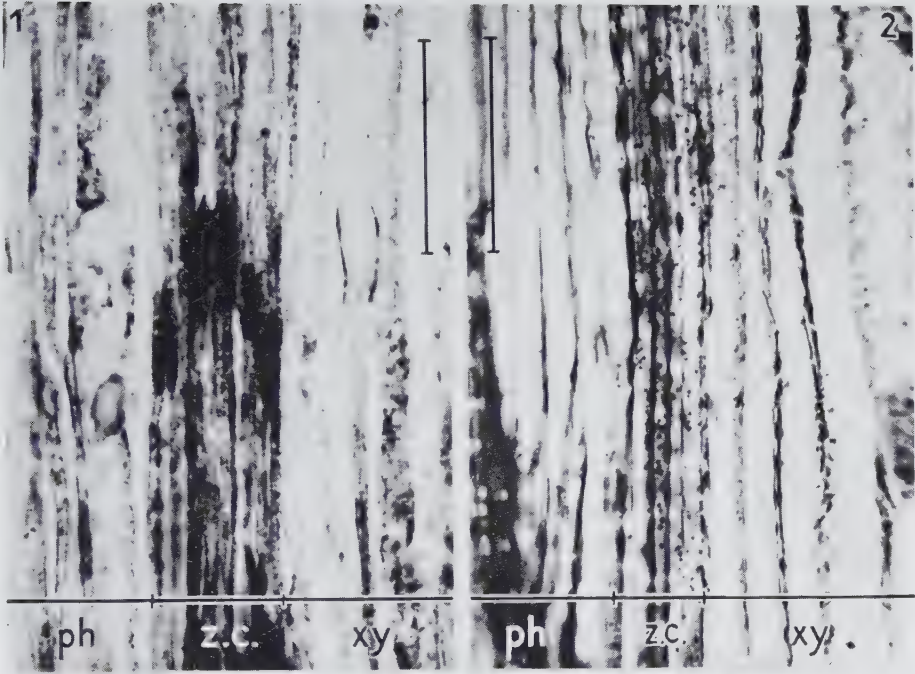


PLANCHE III

*Variations saisonnières
de la teneur en lipides de la zone cambiale
dans un entrenœud d'un an.*

Coupes tangentielles; Meves, rouge de ruthénium. ($\times 560$.)

FIG. 1. — 3 mai : les granulations lipidiques ne sont pas visibles.

FIG. 2. — 27 juin : quelques fines granulations lipidiques se rencontrent, surtout dans les extrémités des initiales fusiformes.

FIG. 3. — 27 juillet : les granulations lipidiques ne sont guère plus nombreuses que le mois précédent.

FIG. 4. — 23 août : les lipides sont abondants dans le cambium.



PLANCHE IV

Différentes étapes de la formation de la sixième paire d'ébauches foliaires

(fin mars, début avril).

Fixation : FAA; coloration : vert de méthyle, pyronine. (× 120.)

FIG. 1. — Début de la constitution des soubassements foliaires, pendant que s'édifie la cinquième paire d'ébauches dans le plan perpendiculaire à celui de la coupe (cf. fig. 54, **A**). L'anneau initial, le méristème médullaire et le procambium se distinguent nettement par leur forte teneur en ARN. L'apex est encadré par la quatrième paire de feuilles *F4*.

FIG. 2. — Initiation de la sixième paire de feuilles (cf. fig. 54, **B**); le détail de cette initiation est visible Pl. VIII, fig. 1.

FIG. 3. — Surrection des primordiums de la sixième paire (cf. fig. 54, **C**). Le procambium médian de la sixième paire (*pcb.*) est reconnaissable à la base des primordiums. A l'aisselle (*R. a.*) des feuilles de rang 4 se voient les zones « en coquille » où se formeront, au cours des plastochrones suivants, les bourgeons axillaires.

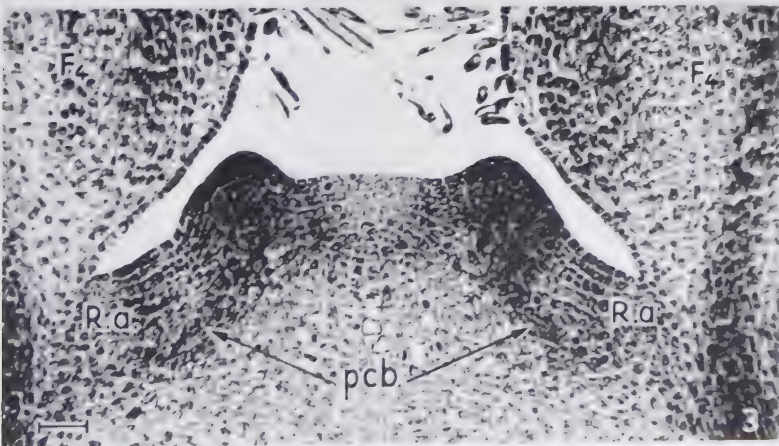
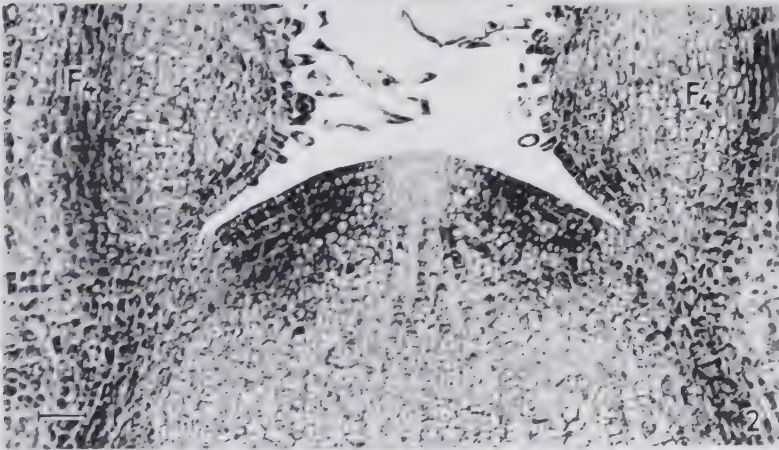
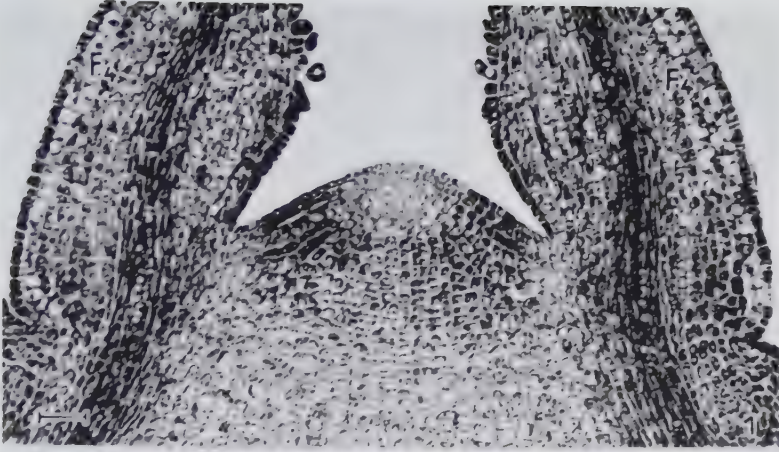


PLANCHE V

Différentes étapes de la formation de la sixième paire d'écailles (juin).

Fixation : FAA; coloration : vert de méthyle, pyronine. ($\times 120$.)

FIG. 1. — Les jeunes initiums sont plus latéraux que des initiums foliaires (Pl. IV, fig. 2) et le dôme apical demeure arrondi lors de la surrection des primordiums.

FIG. 2. — Primordiums; stade de régénération de l'anneau initial.

FIG. 3. — Jeunes ébauches d'écailles recourbées au-dessus du point végétatif.

E4 et *E5* : écailles de la quatrième et de la cinquième paire.

Les initiums, les primordiums et le procambium sont très riches en ARN, mais la zonation apicale est moins accusée que lors de la formation des ébauches foliaires. En particulier, le méristème médullaire contient moins d'ARN.

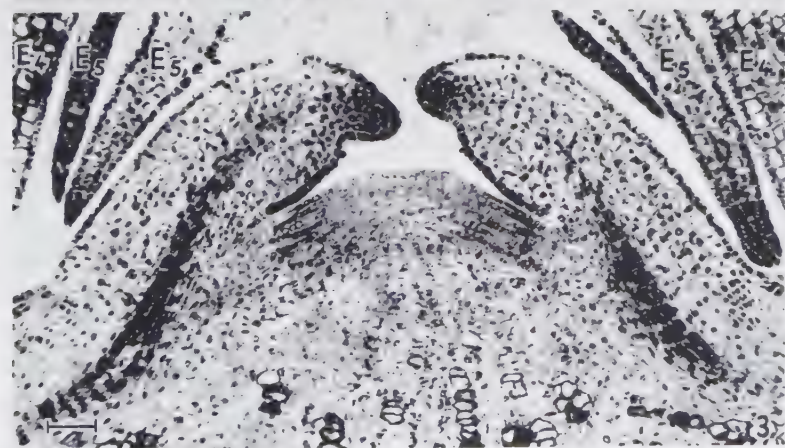
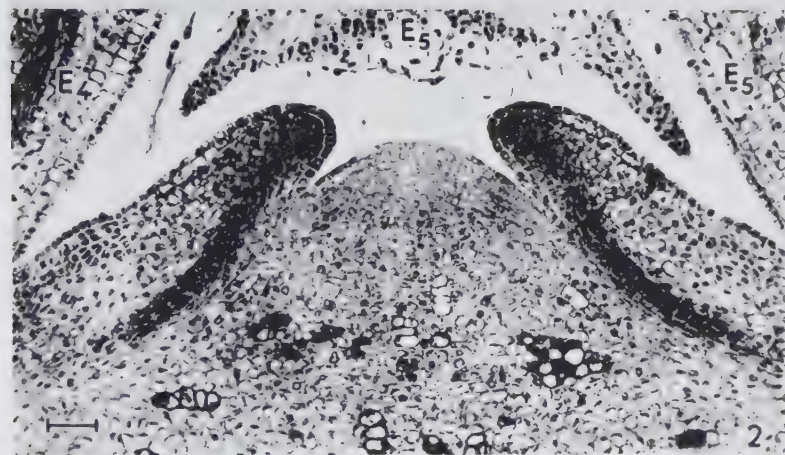
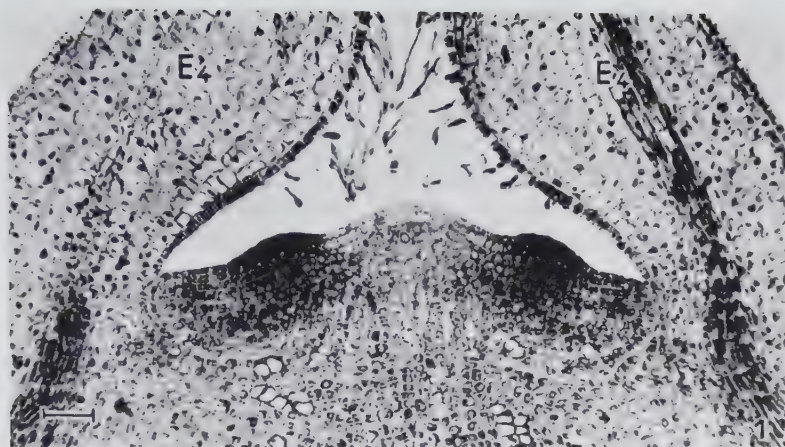


PLANCHE VI

Variations saisonnières de la teneur en ARN des points végétatifs

(FAA; vert de méthyle, pyronine).

Les apex sont sensiblement au même état plastochronique
(régénération de l'anneau initial). (× 120.)

FIG. 1. — 1^{er} mars : apex à la fin de la période de repos hivernal, avant l'initiation de la cinquième paire de feuilles. De part et d'autre du point végétatif, se voient les feuilles de la troisième paire (*F3*). Le méristème médullaire est difficile à distinguer; l'anneau initial et le procambium contiennent plus d'ARN que le reste des tissus, mais cette teneur est faible par rapport à celle d'un point végétatif en pleine activité.

FIG. 2. — 23 mars : apex ébauchant la sixième paire de feuilles. La zonation apicale est très nette. De chaque côté de la figure, on aperçoit les feuilles de rang 4 (*F4*).

FIG. 3. — 12 juillet : ébauches de la première paire de feuilles estivales. Les ébauches, le procambium et l'anneau initial sont encore très riches en ARN, mais le méristème médullaire s'est nettement appauvri. De part et d'autre de l'apex, se voient les écailles de la cinquième paire, *E5*.

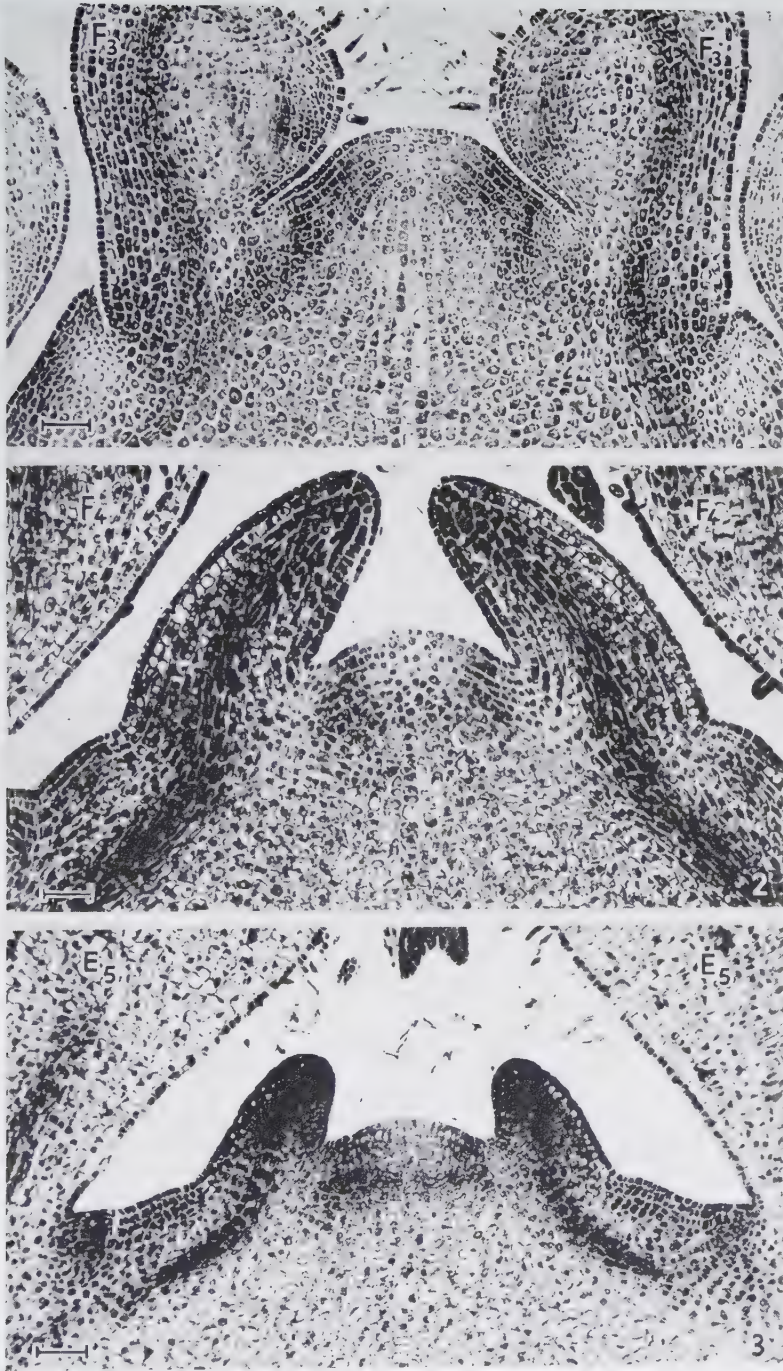


PLANCHE VII

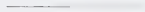
Variations saisonnières de la teneur des points végétatifs en ARN (suite).

(FAA; vert de méthyle, pyronine) : ralentissement de l'activité apicale en été et en automne; appauvrissement graduel de la teneur en ARN de l'anneau initial et du procambium. Dans chaque figure, le point végétatif est encadré par la troisième paire de feuilles (*F3*) et se trouve à l'état d'aire maximale. ($\times 120$.)

FIG. 1. — 18 septembre.

FIG. 2. — 13 novembre.

FIG. 3. — 11 décembre.



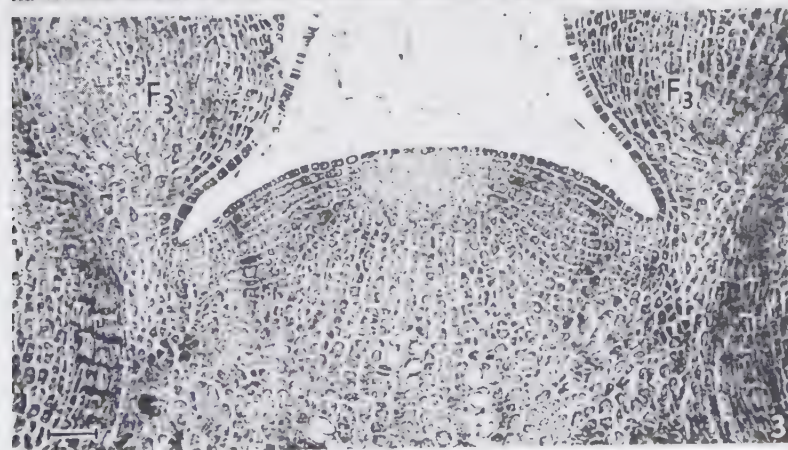
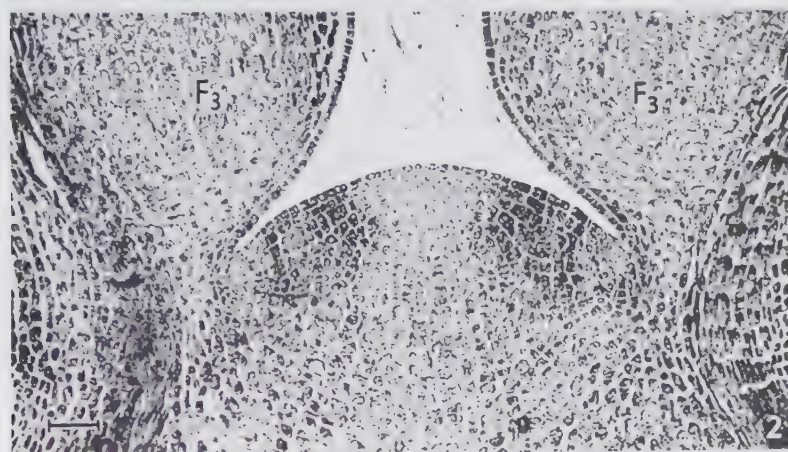
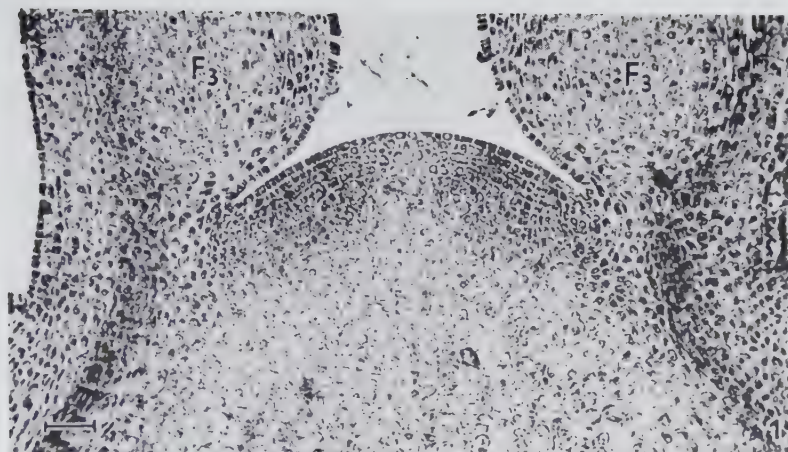


PLANCHE VIII

Trajet oblique du procambium médian de la sixième paire de feuilles et son raccord avec le procambium latéral de la cinquième paire.

Coupes pratiquées dans un même apex (le même que celui de la pl. IV, fig. 2) et éloignées chacune d'une vingtaine de microns. FAA; vert de méthyle, pyronine. ($\times 500$.)

FIG. 1. — Coupe axiale montrant l'initiation du procambium dans les quatrième et cinquième assises de l'apex. Des mitoses périclines (*p.*) dans la troisième assise indiquent le début de l'initiation foliaire.

FIG. 2. — Coupe latérale montrant le procambium de la sixième paire dans le soubassement foliaire.

FIG. 3. — Coupe encore plus latérale montrant le raccord entre le procambium de la sixième paire et celui de la cinquième paire.

I6 : initium de la sixième paire; *CF5* : cornes foliaires de la cinquième paire; *F5* : base latérale d'une feuille de la cinquième paire; *F4* : feuilles de la quatrième paire; *R. a.* : région axillaire (zone en « coquille »); *pcb 6* : procambium de la sixième paire; *pcb 5* : procambium de la cinquième paire.

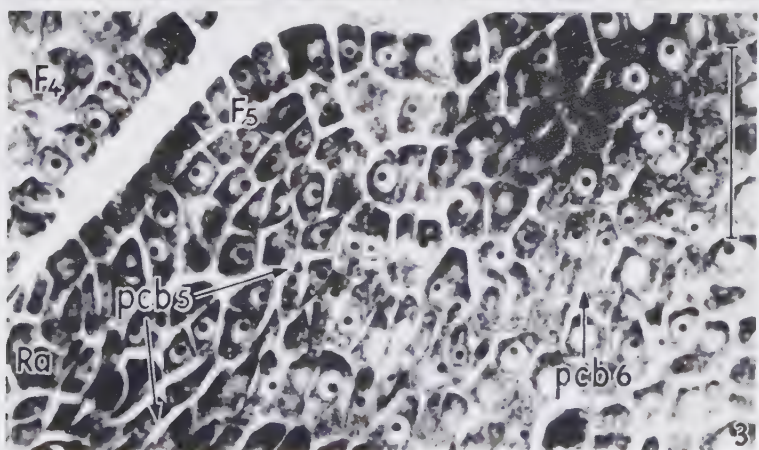
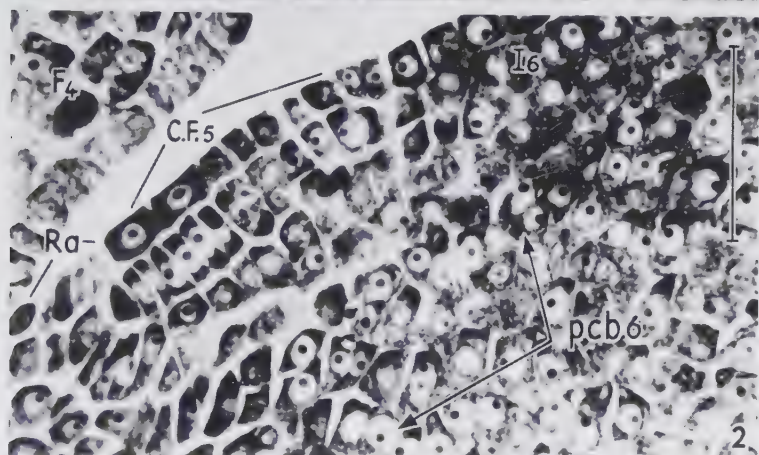
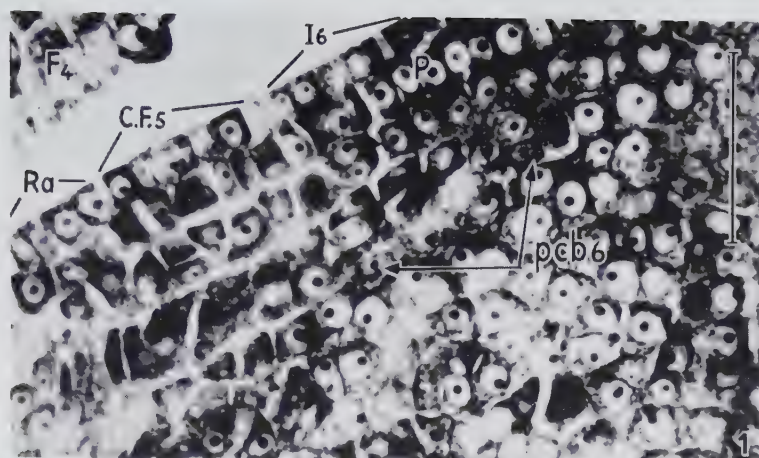


PLANCHE IX

Trajet et raccord des cordons procambiaux de jeunes ébauches foliaires suivis sur des coupes transversales d'un point végétatif où la cinquième paire de feuilles est à l'état de primordiums (même stade que l'apex de la pl. IV, fig. 3).

Fixation : FAA; coloration : vert de méthyle, pyronine. ($\times 120$).

FIG. 1. — Coupe située $50\ \mu$ au-dessous du sommet apical, au niveau de la région axillaire (*R. a.*) de la quatrième paire de feuilles. Les cordons médians (*5 m*) de la cinquième paire sont séparés des jeunes cordons procambiaux latéraux (*5 l*) par des cellules moins riches en ARN. Dans chacune des bases des pétioles de la quatrième paire, deux arcs presque continus de prodesmogène (*pd.*) flanquent la nervure centrale (*4 m*).

FIG. 2. — Coupe située $20\ \mu$ au-dessous de la précédente ($70\ \mu$ sous le sommet de l'apex) et passant encore au-dessus des fenêtres foliaires du quatrième nœud. On remarque la structure hétérogène du « méristème résiduel » formé par les cordons de la cinquième paire (*5 m* et *5 l*) réunis par des bandes de cellules moins méristématiques où il n'est pas possible de distinguer déjà le procambium destiné à la paire de feuilles immédiatement à venir (sixième paire).

FIG. 3. — Coupe située $20\ \mu$ sous la précédente ($90\ \mu$ au-dessous du sommet de l'apex). Les fenêtres foliaires (flèches isolées) sont visibles en face des cordons médians (*4 m*) et latéraux (*4 l*) de la quatrième paire de feuilles.

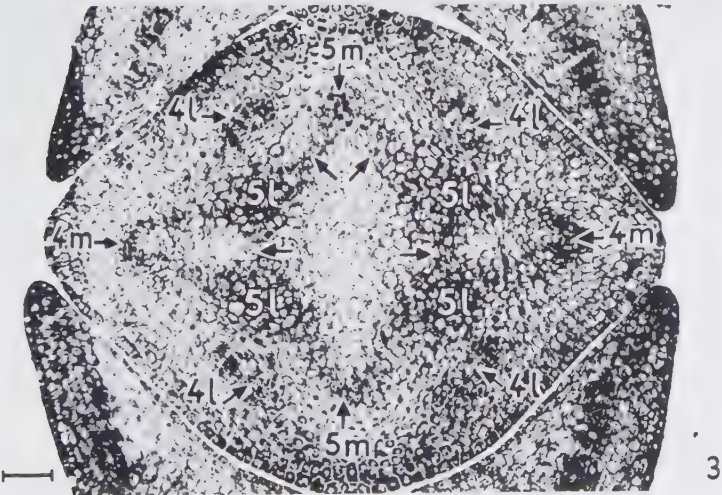
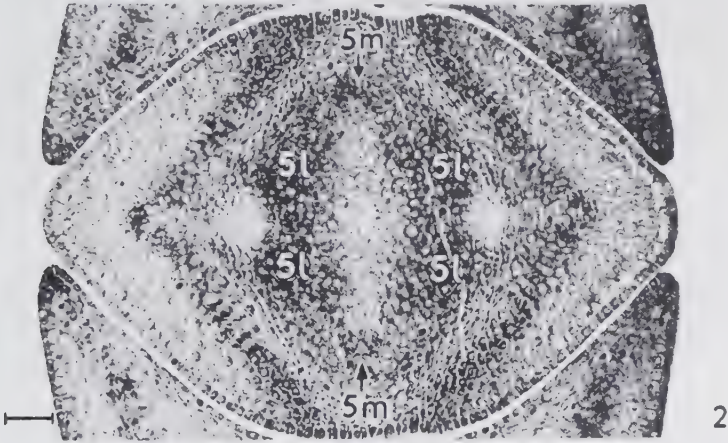
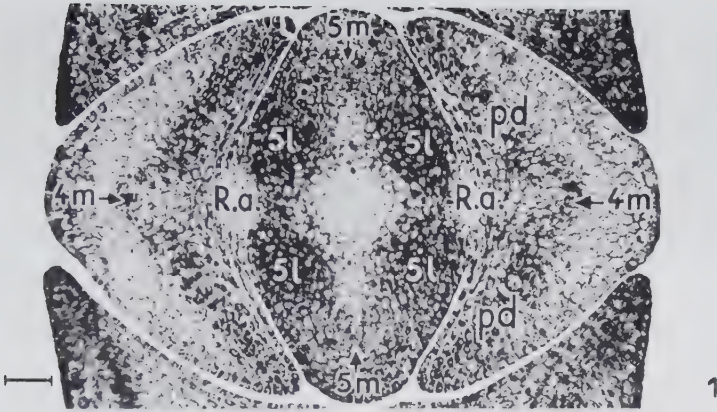


PLANCHE X

Trajet et raccord des cordons procambiaux de jeunes ébauches foliaires (suite).

Coupes transversales effectuées dans le même bourgeon
que les coupes de la planche IX.
Mêmes colorations, mêmes légendes. ($\times 50$.)

FIG. 1. — Coupe située $165\ \mu$ au-dessous du sommet apical, au niveau de l'insertion des bourgeons axillaires (*b. a.*) de la troisième paire : les cordons médians de la cinquième paire (*5 m*) se scindent en deux massifs en face des bourgeons axillaires de rang 3.

FIG. 2. — Coupe située $60\ \mu$ au-dessous de la précédente ($215\ \mu$ au-dessous du sommet apical) : les cordons latéraux de la cinquième paire (*5 l*) se scindent, à leur tour, au niveau de l'insertion des jeunes faisceaux latéraux de la troisième paire (*3 l*). Les jeunes faisceaux médians de la troisième paire (*3 m*) ne s'insèrent complètement que plus bas dans l'anneau proconducteur. Celui-ci est alors composé de 24 traces foliaires, mais il est très hétérogène puisqu'il comprend à la fois des cordons de procambium et des jeunes faisceaux déjà pourvus d'éléments conducteurs.

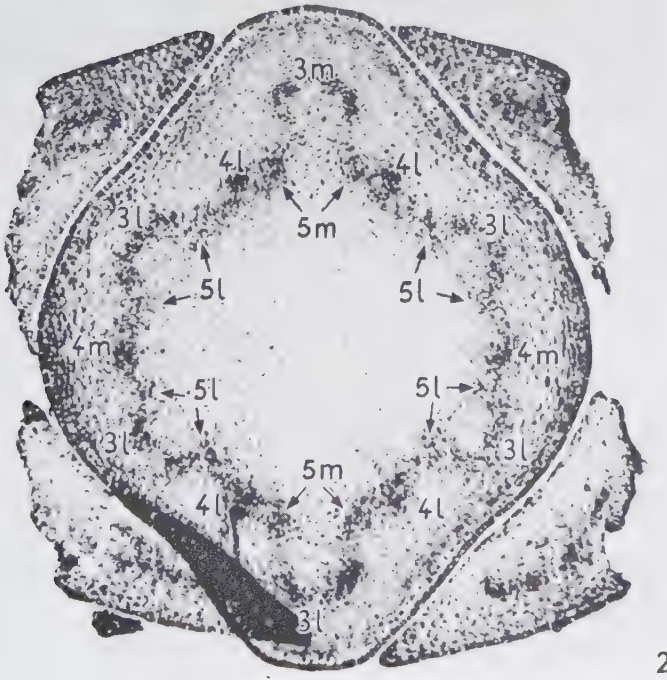
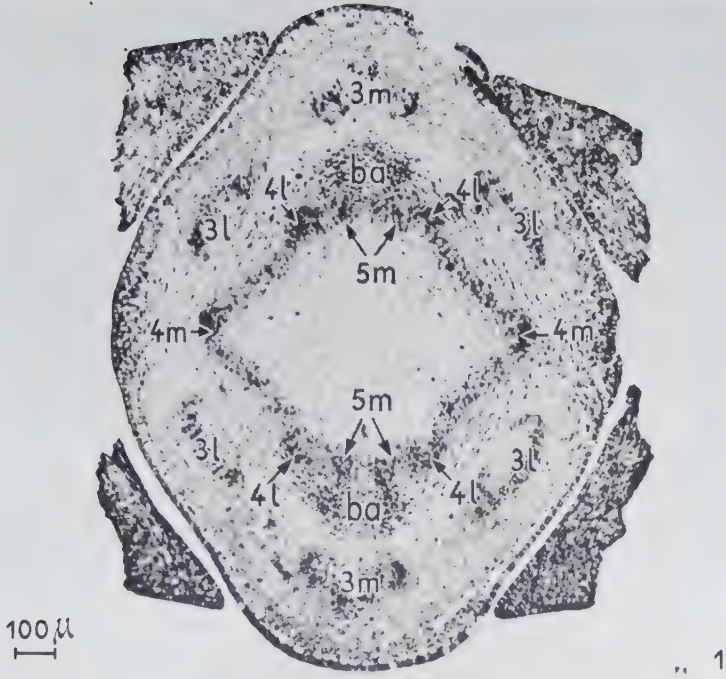


PLANCHE XI

Répartition et variations saisonnières des lipides dans les points végétatifs. (× 300.)

FIG. 1. — 14 mars : coloration, par le noir Soudan B, d'un apex fixé au formol et coupé à congélation (coupe épaisse). La zone apicale se distingue par sa grande richesse en lipides.

FIG. 2. — 20 mars : Meves, rouge de ruthénium. Les points noirs représentent les granulations lipidiques. Celles-ci semblent pratiquement absentes de l'anneau initial, mais sont fréquentes dans la zone apicale, le méristème médullaire et la moelle.

FIG. 3. — 3 mai : Meves, rouge de ruthénium. Les lipides ont presque totalement disparu de l'apex.

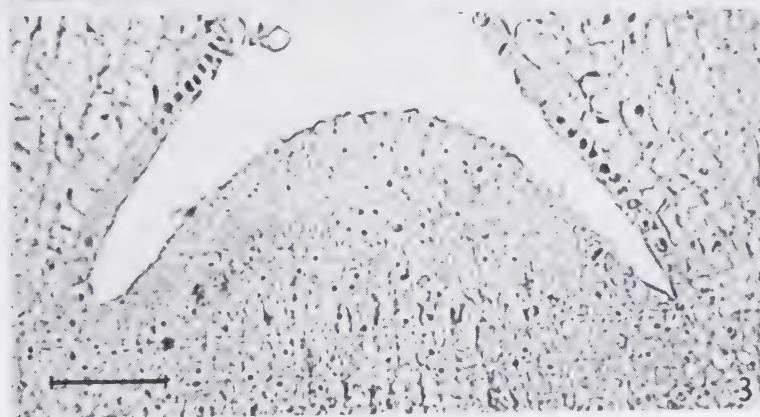
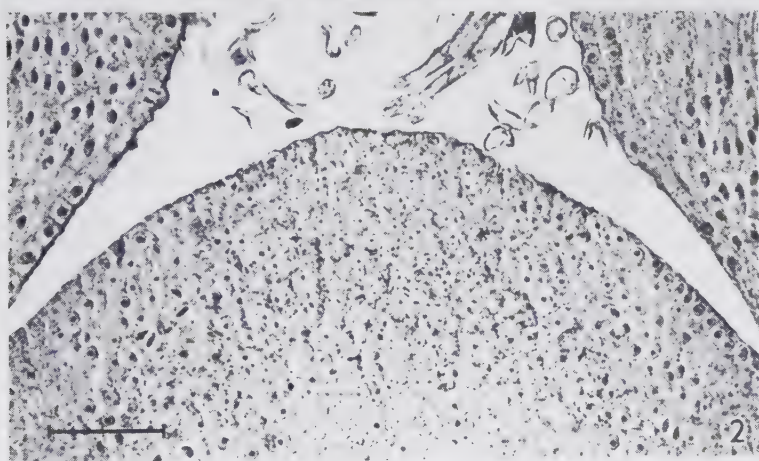
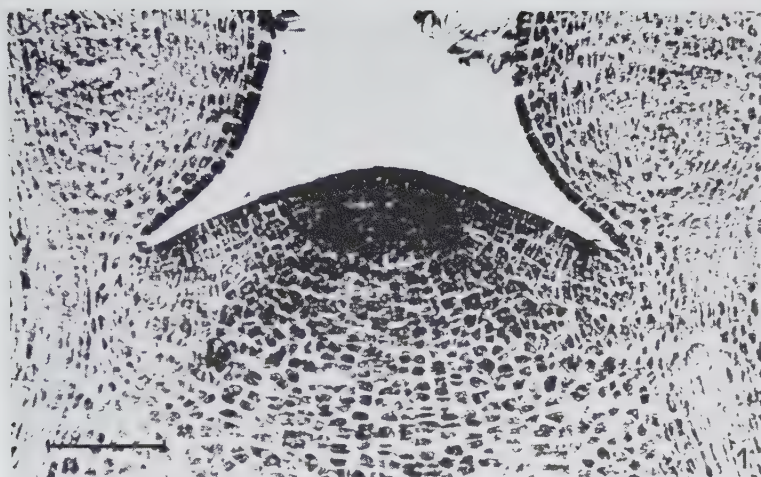


PLANCHE XII

Variations saisonnières de la teneur en lipides des points végétatifs (suite).

Meves, rouge de ruthénium. ($\times 300$.)

FIG. 1. — 12 juin. Les lipides redeviennent visibles dans la zone apicale.

FIG. 2. — 6 septembre. Les lipides commencent à s'accumuler également dans la moelle (*m*).

FIG. 3. — 12 février. En hiver, les lipides sont assez abondants dans tout l'apex; ils sont cependant plus rares dans l'anneau initial.



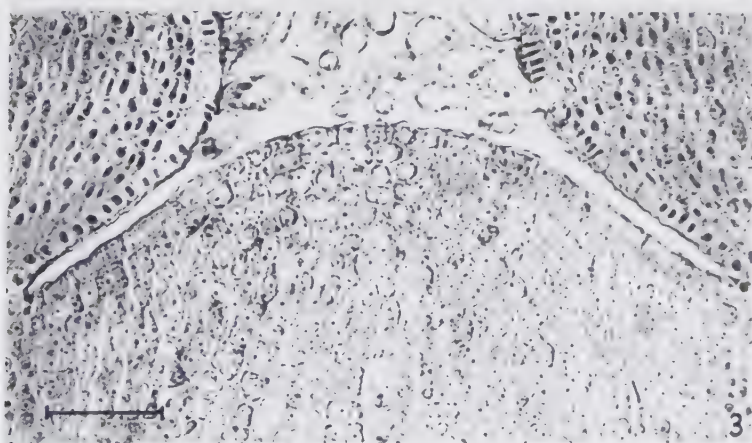
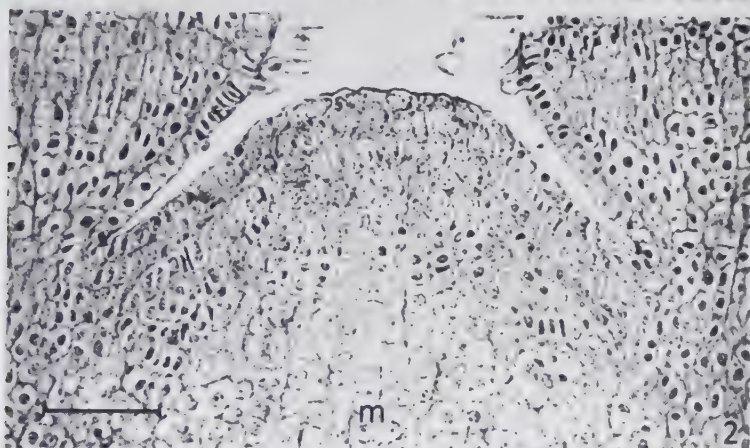
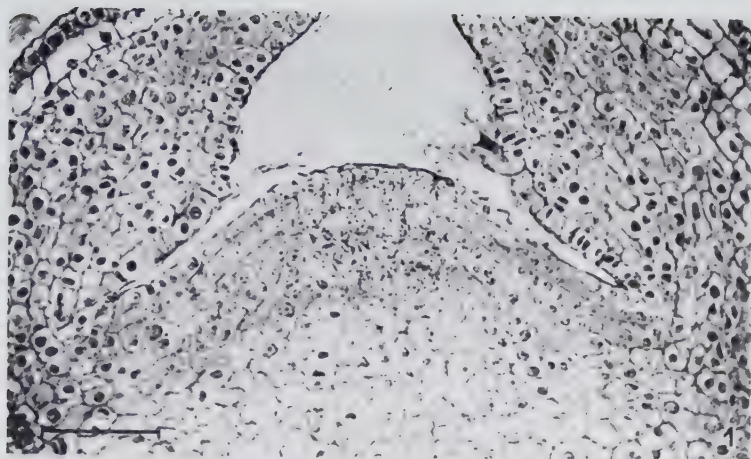


PLANCHE XIII

Variations saisonnières de la teneur en amidon des bourgeons.

Regaud, Mac Manus. ($\times 150$.)

FIG. 1. — 29 mars : point végétatif peu avancé (cf. fig. 56, **D**) ; les ébauches de la quatrième paire de feuilles encadrent l'apex. L'amidon est très abondant dans la région supérieure de la moelle (*m.*).

FIG. 2. — 3 avril : point végétatif plus avancé ayant déjà formé les primordiums de la sixième paire de feuilles (cf. fig. 56, **E**). L'amidon a nettement diminué.

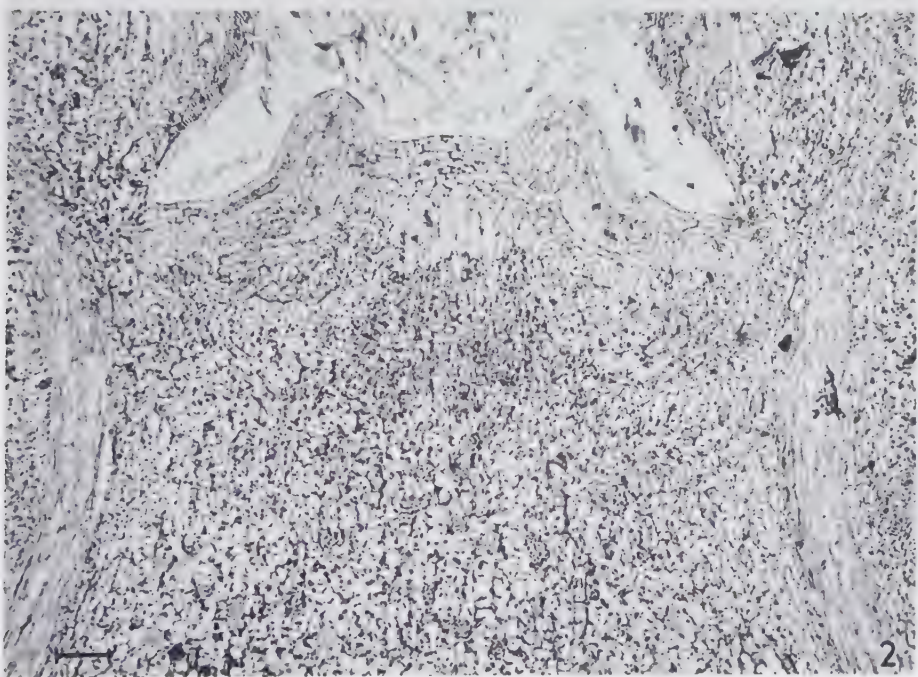


PLANCHE XIV

Variations saisonnières de la teneur en amidon des bourgeons (suite).

Regaud, Mac Manus. ($\times 150$.)

FIG. 1. — 29 mars : apex très avancé ayant formé les primordiums de la septième paire de feuilles (cf. fig. 56, **F**). L'amidon est beaucoup moins abondant, en particulier dans la moelle, que dans les apex de la Pl. XIII. Il a été utilisé lors de l'édification des ébauches foliaires successives.

FIG. 2. — 31 mai : les ébauches de la cinquième paire d'écaillés encadrent le point végétatif (cf. fig. 57, **B**). Après avoir disparu pendant deux semaines environ (voir pl. XVI, fig. 2), l'amidon est présent, de nouveau, dans toute la zone apicale.

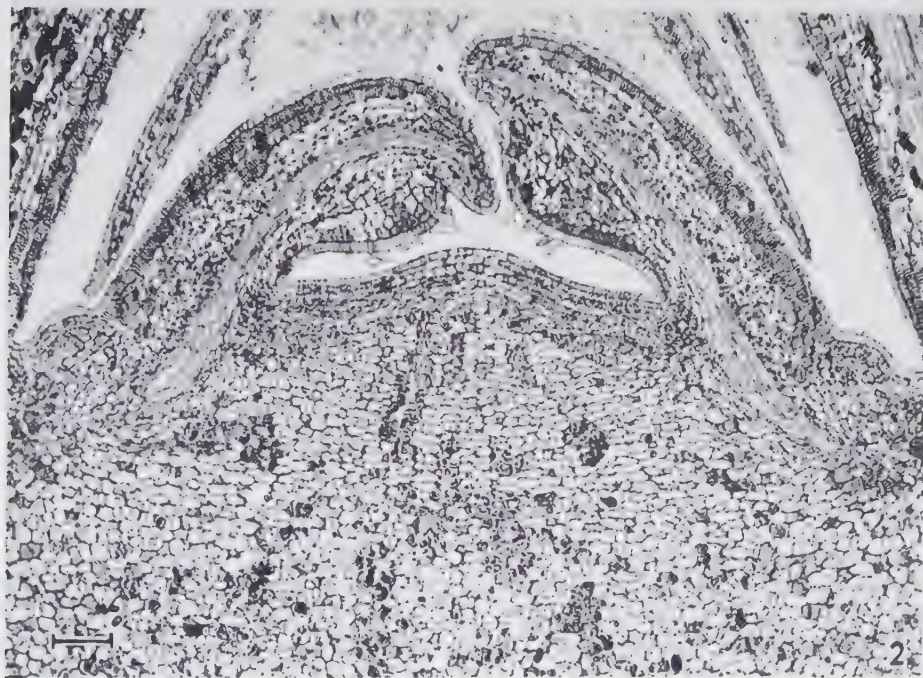


PLANCHE XV

Variations saisonnières de la teneur en amidon des bourgeons (suite); constitution du bourgeon d'hiver.

Regaud, Mac Manus. ($\times 150$.)

FIG. 1. — 12 juin : les ébauches de la première paire de feuilles estivales encadrent l'apex (cf. fig. 57, **C**). L'amidon existe à peu près partout dans l'apex, sauf dans l'anneau initial. Les cellules médullaires (*c. m.*) situées au niveau des premières paires d'écailles commencent à dégénérer.

FIG. 2. — 11 décembre : bourgeon d'hiver coupé dans le plan sagittal de la troisième paire de feuilles estivales (cf. fig. 57, **F**). L'amidon est abondant dans toute la moelle, mais beaucoup plus rare dans la région apicale et les jeunes ébauches. A la base de la photographie, on remarque le diaphragme collenchymateux (*D*) situé au niveau de l'insertion des plus jeunes écailles, au-dessus des cellules médullaires dégénérées (*c. m.*).

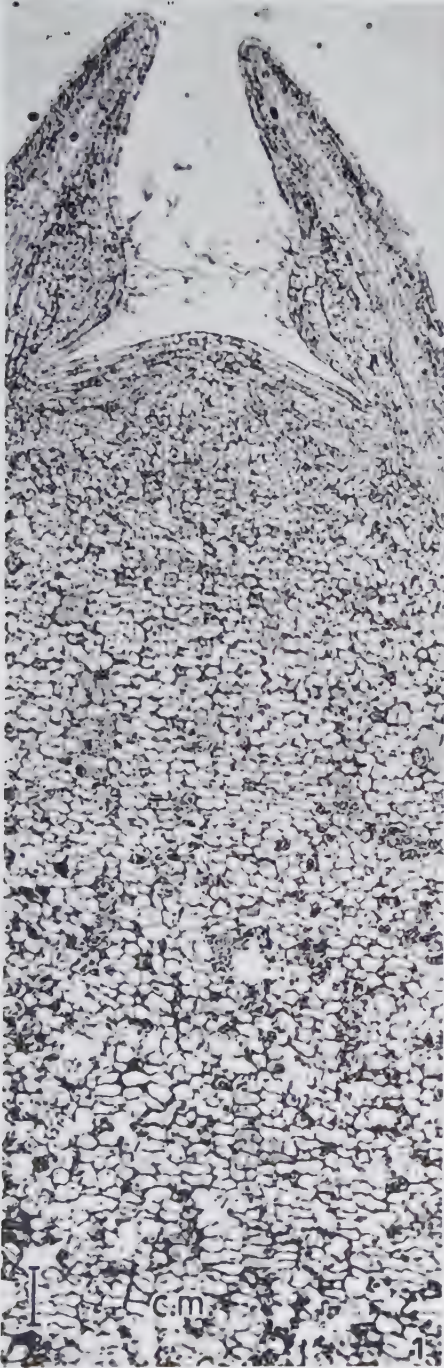


PLANCHE XVI

Variations saisonnières de la teneur en amidon des bourgeons : détails.

Regaud, Mac Manus. ($\times 400$.)

FIG. 1. — 6 avril : les ébauches très avancées de la cinquième paire de feuilles encadrent l'apex. L'amidon est abondant dans la partie supérieure de la moelle et présent dans la zone apicale. Il est beaucoup plus rare dans l'anneau initial (*a. i.*).

FIG. 2. — 19 mai : les ébauches de la quatrième paire d'écailles encadrent l'apex (cf. fig. 57, **A**). L'amidon a presque totalement disparu de l'apex. Les structures granuleuses et très réfringentes des cellules hypodermiques dorsales des ébauches d'écailles et des cellules médullaires sont des tanins.

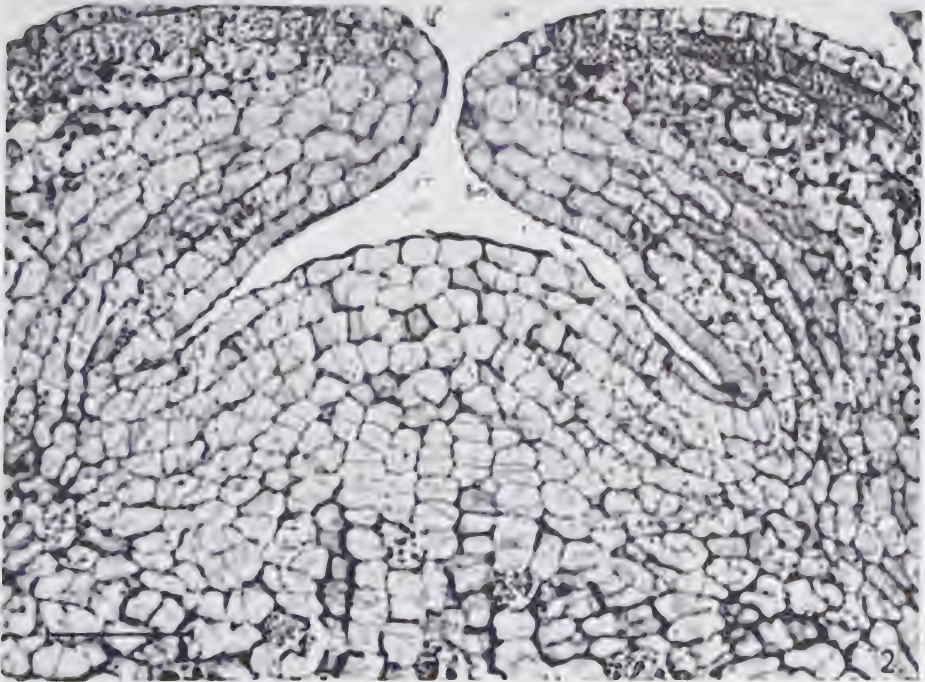
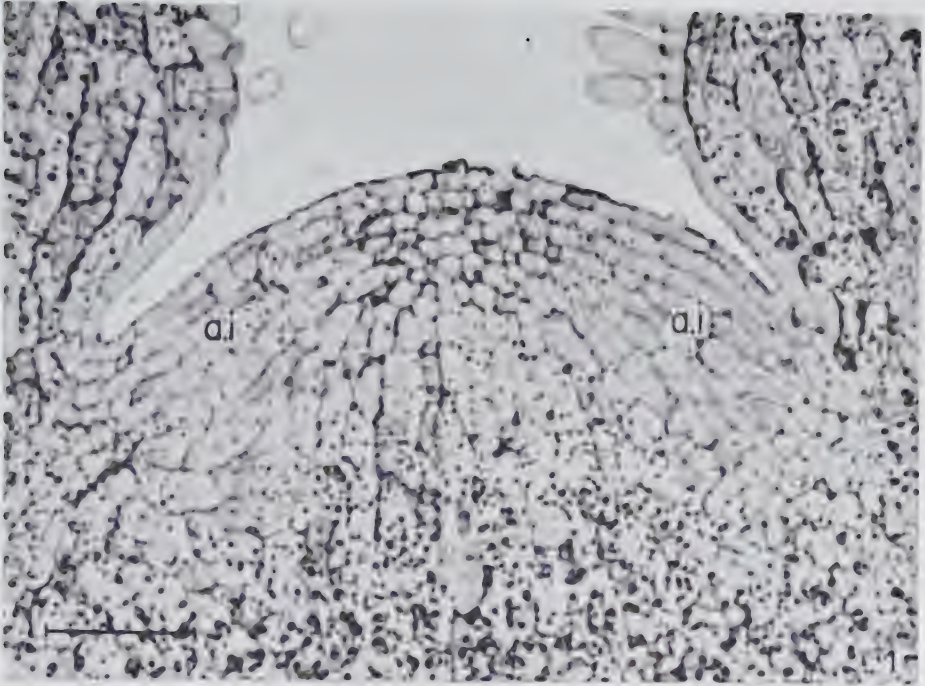


PLANCHE XVII

**Evolution des jeunes faisceaux :
coupes transversales
dans les entrenœuds successifs d'un même rameau,
comptés à partir de la base de la pousse de l'année (13 avril).**

Ces coupes correspondent exactement aux mêmes entrenœuds que ceux représentés figures 69, 73, 74 et 76, B. Regaud, hématoxyline. ($\times 150$.)
f. : massif de futures fibres; *ph.* : phloème en cours de différenciation; *xy.* : xylème en cours de différenciation; *Z. C.* : future zone cambiale.

FIG. 1. — Quatrième entrenœud : la région centrale du faisceau est très méristématique; on reconnaît le protoxylème vers l'intérieur, le protophloème vers l'extérieur. Les grandes cellules, à l'intérieur de ce dernier, ne sont pas des tubes criblés, mais des cellules à mucilage. A la périphérie du faisceau, les petites cellules claires représentent les futures fibres péricycliques.

FIG. 2. — Troisième entrenœud : la future zone cambiale se distingue déjà par la disposition assez régulière de ses cellules. Entre elle et le phloème différencié se trouve une région très méristématique formée par les cellules mères du phloème (*cmp.*).

FIG. 3. — Deuxième entrenœud. La future zone cambiale se reconnaît facilement à la disposition régulière de ses cellules. Il ne subsiste presque plus de cellules mères du phloème, très méristématiques.

FIG. 4. — Premier entrenœud. Cet entrenœud a achevé sa croissance en longueur. Tout le xylème primaire est lignifié ainsi que les fibres « péricycliques ». La zone cambiale est définitivement constituée.

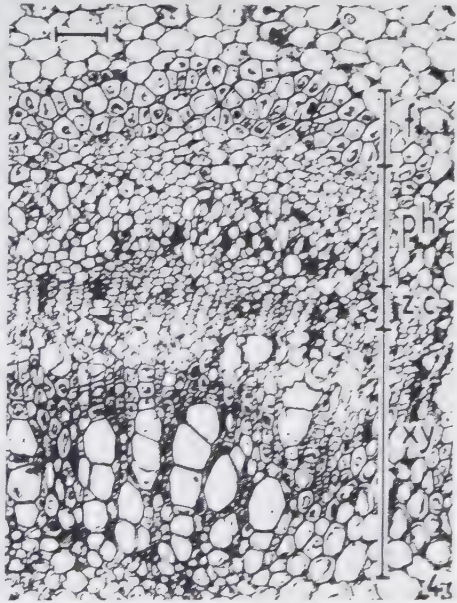
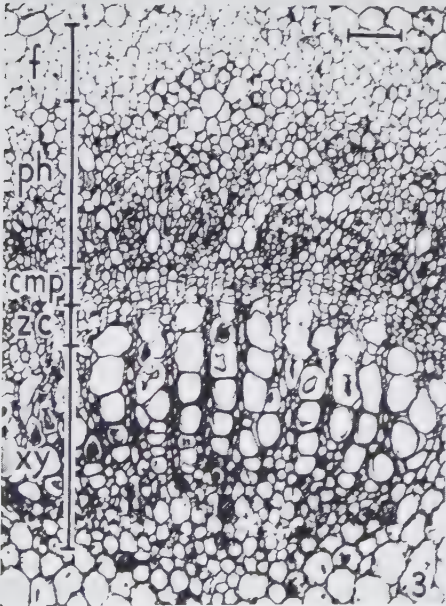
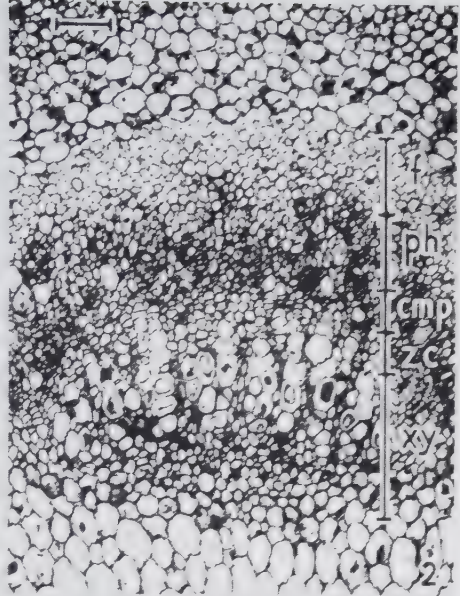
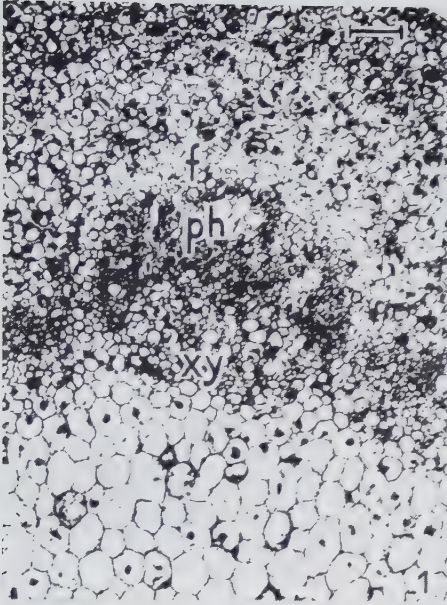


PLANCHE XVIII

Coupes radiales de jeunes entrenœuds à peu près du même âge que ceux des figures 1, 2 et 3 de la planche XVII, mais fixés par le FAA et colorés par le vert de méthyle, pyronine.

Noter, sur toutes les figures, les gros noyaux (N.) en cours de dégénérescence dans les futurs vaisseaux. Mêmes légendes que pour la Pl. XVII. (× 150.)

FIG. 1. — On distingue mieux qu'en coupe transversale la future zone cambiale (Z.C.) moins riche en ARN que les cellules mères du phloème (*cmp.*) qui la bordent vers l'extérieur.

FIG. 2. — Dans l'entrenœud sous-jacent, les vaisseaux en voie de différenciation sont beaucoup plus nombreux et les futures cellules cambiales se sont un peu allongées.

FIG. 3. — Dans l'entrenœud au-dessous, les futures cellules cambiales sont plus longues; les cellules mères du phloème sont nettement moins riches en ARN et forment un massif moins épais que dans les deux entrenœuds supérieurs.





PLANCHE XIX

Les figures 1 et 2 sont des coupes tangentielles dans la future zone cambiale des entrenœuds des figures 1 et 2 de la Pl. XVIII. Même échantillon, mêmes fixations et mêmes légendes. Dans les deux figures, on voit, à droite, les futures cellules cambiales (*Z. C.*) : elles apparaissent rectangulaires sur ces coupes tangentielles et *non fusiformes*; elles sont un peu plus grandes, plus vacuolisées et moins riches en ARN que les cellules mères du phloème situées à gauche (*cmp.*). De chaque côté des figures, les grandes cellules représentent des cellules conductrices en cours de différenciation. ($\times 560$.)



PLANCHE XX

Maturation des initiales et accumulation de lipides dans le cambium de l'année (troisième entrenœud).

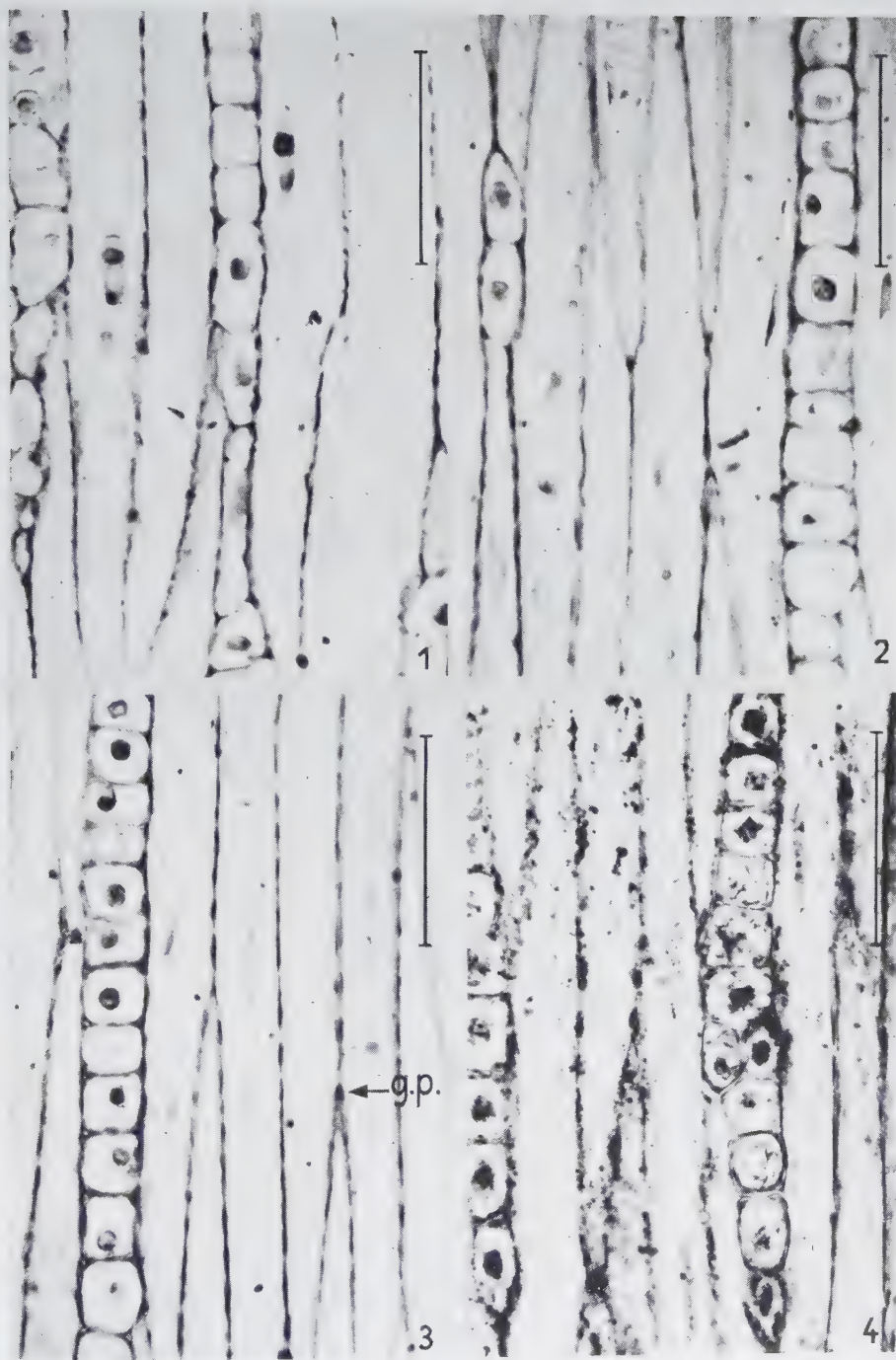
Coupes tangentielles fixées par le mélange osmique de Meves et colorées au rouge de ruthénium (cf. pl. III). ($\times 560$.)

FIG. 1. — 3 mai : les initiales fusiformes nouvellement formées sont encore courtes et plus ou moins régulièrement disposées; elles ne contiennent pratiquement pas de lipides; les noyaux possèdent de volumineux nucléoles.

FIG. 2. — 30 mai : les initiales fusiformes se sont allongées par croissance intrusive et le cambium a pris un aspect adulte, assez régulièrement disposé. Les lipides sont en général encore très rares.

FIG. 3. — 27 juin : quelques granulations lipidiques (*g.*) deviennent visibles çà et là.

FIG. 4. — 23 août : les lipides sont devenus abondants dans la zone cambiale des rameaux de l'année, comme dans celle des rameaux plus âgés.



MASSON et C^{te}, Editeurs,
120, Bd St-Germain, Paris (VI^e).
Dépôt légal : 3^e trim. 1964.
N^o 4130.

Imprimé
en France.

SOULISSE ET CASSEGRAIN,
Imprimeurs, Niort.
Dépôt légal : 3^e trim. 1964.
N^o 653.

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LES ACIDES NUCLÉIQUES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 13 mai 1964.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

MARC ZAMANSKI.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN ROCHE.

Soullisse et Cassegrain, Imp., Niort. Dépôt légal : 3^e trim. 1964. N° d'ordre : 653.
Masson et C^{ie}, Edit., Paris. Dépôt légal : 3^e trim. 1964. N° d'ordre : 4130.

(Printed in France.)